


1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



SCIENTIA

Février 1901.

BIOLOGIE

n° 11

L'ÉVOLUTION DU PIGMENT

PAR

le Dr G. BOHN

Agrégé des Sciences naturelles,
Préparateur à la Sorbonne.

PARIS,

GAUTHIER-VILLARS, IMPRIMEUR-LIBRAIRE

DU BUREAU DES LONGITUDES, DE L'ÉCOLE POLYTECHNIQUE,

Quai des Grands-Augustins, 55.



TABLE DES MATIÈRES

L'ÉVOLUTION DU PIGMENT

INTRODUCTION

Les couleurs que présentent les êtres vivants sont dues, soit à des phénomènes physiques particuliers (réflexion totale, interférences, etc.), soit à des substances chimiques, qu'on appelle des *pigments*, et dont l'étude fera l'objet de ce livre.

Les pigments s'observent en général dans les organismes sous l'apparence de petits granules colorés, les *granules pigmentaires*.

Autrefois on considérait ceux-ci comme de simples précipités chimiques au sein du protoplasma ou de la membrane cellulaire, et jusque dans ces derniers temps la plupart des auteurs ont abordé l'étude de la pigmentation des êtres vivants avec cette *idée préconçue*. Cependant quelques-uns ont eu l'audace de *soupçonner* des phénomènes vitaux dans le granule pigmentaire : celui-ci serait constitué par une petite masse de matière vivante, susceptible de produire dans certaines conditions la matière colorante ou pigment ; ce serait un *granule vivant chromogène*.

Il m'a semblé que cette dernière hypothèse était excessivement féconde, et j'ai cherché à réunir dans ce livre tous les faits connus, pour et contre (1).

---

(1) Les pigments donnent lieu à une bibliographie considérable, qui se trouve assez complète dans trois ouvrages importants :

1° Krukenberg, *Vergleichend-physiologische Vorträge*, 1er Bd, III,



Avant tout, il faut remarquer que nous sommes fort mal préparés à soutenir cette discussion; habitués uniquement à l'observation des êtres supérieurs, nous ne songeons même pas à reconnaître la vie quand elle se manifeste d'une façon aussi simple que chez le granule pigmentaire.

Le Dantec a écrit tout un livre, *Théorie nouvelle de la vie*, pour montrer combien il serait important de distinguer la vie complexe des êtres pluricellulaires (pluriplastidaires) de la *vie élémentaire* des êtres unicellulaires (monoplastidaires). J'irai plus loin et tâcherai de montrer que la vraie vie élémentaire n'est pas celle de la *cellule* (*plastide*), qui est un organisme déjà relativement compliqué, mais celle des *plastidules* qui composent la cellule, et qui, au cours de l'évolution, l'ont certainement précédée.

I. **La vie des ancêtres de la cellule.** — Mais si, au point où en est la science, on entrevoit à peu près quelle a pu être l'évolution des êtres vivants à structure cellulaire, c'est à peine si les biologistes ont osé poser la question : qu'y avait-il avant la cellule?

La plupart jusqu'ici, en *morphologistes*, n'ont guère été préoccupés que des questions de forme et se sont dit que les premiers êtres vivants apparus sur la terre devaient ressembler à ceux qui, parmi les êtres que nous

---

Grundzüge einer vergl. Physiologie der Farbstoffe und der Farben. Heidelberg, 1886.

2° Carnot : *Recherches sur le mécanisme de la pigmentation.* Thèse Paris, 1896.

3° Newbigin : *Colour in Nature. A Study in Biology.* London, 1898.

J'indiquerai en notes au bas des pages les travaux les plus intéressants pour le point de vue auquel je me suis placé, et non signalés dans ces ouvrages.

Je tiendrai compte enfin de recherches personnelles, en partie inédites.

connaissons, présentent un minimum de complication, à ces masses de protoplasma homogènes et sans noyau, aux *monères* signalées par Haeckel, et au *Bathybius Haeckeli* de Carpenter et de W. Thomson ; le noyau aurait apparu ensuite comme une différenciation du protoplasma.

Quelques-uns seulement, en vrais *physiologistes*, ont vu que c'était là une conception fausse de l'évolution des êtres vivants. Ils ont refusé tout d'abord la vie aux prétendues monères et au *Bathybius*, qui ne présentent pas la propriété vitale essentielle : l'assimilation. Ils se sont demandé, d'autre part, si les êtres vivants, sous la forme de cellule nucléée, auraient bien été adaptés aux conditions du milieu extérieur, lorsque la vie s'est manifestée pour la première fois à la surface de notre planète : ils ont dû reconnaître que les premiers êtres vivants n'étaient pas des plastides, comme le pensent les morphologistes, mais des *plastidules*, organismes de petite taille, à structure homogène, capables de résister à la haute température de ces époques lointaines et se nourrissant des seules substances chimiques qu'elles avaient à leur disposition, substances minérales, substances inorganiques, à molécule assez simple, n'ayant emmagasiné par suite que des quantités d'énergie relativement faibles.

Ces premiers êtres ont dû disparaître depuis longtemps ; seulement on peut se demander si, parmi les êtres actuels, il n'y en a pas qui soient leurs descendants plus ou moins directs, et qui aient conservé quelques-unes des manifestations vitales ancestrales. L'étude physiologique des êtres vivants nous semble conduire à considérer les *bactéries*, les *chloroleucites* et les *granules pigmentaires* justement comme des termes de transition entre les plastidules ancestraux et les plastides (cellules) actuels.

Ce sont en effet des êtres de petite taille et à structure homogène, ayant une physiologie tout à fait spéciale. Les bactéries supportent dans bien des cas d'assez

hautes températures et se nourrissent souvent directement aux dépens de substances minérales. Winogradsky a montré que les bactéries nitrifiantes vivent en n'absorbant que du gaz carbonique, de l'ammoniaque et des sels inorganiques, et sont le siège de réactions endothermiques (réduction de CO^2, oxydation de l'azote), comme les chloroleucites qui ont la propriété bien connue, quand ils sont éclairés par les rayons solaires, de décomposer l'acide carbonique de l'air et de fixer le carbone.

Mais les bactéries et les chloroleucites, s'ils rappellent par ces manifestations les premiers êtres vivants, en diffèrent essentiellement en ce qu'ils ne vivent pas librement et qu'ils puisent dans les organismes étrangers l'énergie disparue en partie du milieu extérieur.

Je vais montrer précisément la dépendance réciproque qui existe entre les bactéries et les chloroleucites d'une part et les organismes cellulaires d'autre part

II. **La vie des bactéries, des chloroleucites et des granules pigmentaires.** — Bactéries. — Les bactéries peuvent vivre librement, mais en général elles sont associées à d'autres organismes, et l'étude de ces associations est d'une importance capitale, non seulement pour comprendre la vie des bactéries, mais encore pour éclairer une foule de phénomènes biologiques, que nous aurons à envisager au cours de ce livre.

Je prendrai comme exemple les bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes du sol et de la mer.

Bactéries du sol. — On sait que certaines bactéries du sol ont pour effet de faire entrer l'azote libre de l'air en combinaison; ceci explique que le sol des prairies dans les pays montagneux, que celui des forêts s'enrichissent constamment en matières azotées. Des recherches qui ont eu beaucoup de retentissement ont montré que ces bactéries ne fixent l'azote qu'avec le concours des plantes supérieures. G. Ville a observé des irré-



gularités dans le développement de plantes placées en apparence dans des conditions identiques; Hellriegel et Wilfarth ont expliqué ce fait, en constatant que seuls les pieds vigoureux de ces plantes présentent des tubercules radicaux formés par l'association de microbes du sol avec la plante; c'est à la faveur de cette *symbiose* (1) que les légumineuses deviennent capables d'assimiler l'azote gazeux (mêmes auteurs, Schlœsing et Laurent).

La symbiose, dans d'autres cas, semble avoir lieu entre les bactéries et des algues (1). Schlœsing fils et Laurent ont montré que le sol qui est recouvert d'une couche verte de consistance légèrement glaireuse s'enrichit également en matières azotées. Si on expérimente sur ce magma de végétaux inférieurs, de mousses, d'algues, de champignons, de bactéries, on constate que ce sont les algues vertes qui renferment à la fin de l'expérience la presque totalité de l'azote gagné; ces algues toutefois n'ont pu être cultivées à l'état de pureté absolue, et il s'agit ici encore sans doute d'une *symbiose* entre algues et bactéries.

Au sujet de ces symbioses, Duclaux a émis une hypothèse, qui a été vérifiée par Winogradsky, Kossowitch, et plus récemment par Mazé. Cette hypothèse est la suivante : dans le sol, les microorganismes sont capables d'incorporer l'azote libre à leur propre substance, si on leur fournit une matière susceptible de dégager de la chaleur en se décomposant, comme par exemple le glucose, le saccharose, l'amidon, substances fournies dans la nature par la plante à laquelle la bactérie s'associe.

Cet exemple nous montre que les bactéries présentent l'alimentation minérale primitive, à condition toutefois de détruire les matières ternaires élaborées par les plantes, et d'utiliser l'énergie ainsi dégagée.

Bactéries de la mer. — Des recherches récentes m'ont

(1) Voir Mazé : *Evolution du carbone et de l'azote*. Scientia. Série Biol. n° 6.



conduit à penser que les bactéries de la mer se comportent peut-être comme celles du sol. Vernon (1) a indiqué le rôle que jouent les organismes nitrifiants et dénitrifiants dans la purification de l'eau de mer, mais il lui a semblé que les algues avaient des actions analogues : en effet, les algues vertes, telles que l'*Ulva latissima*, entraînent la diminution de l'ammoniaque libre de l'eau de mer assez rapidement, et aussi l'augmentation de l'ammoniaque combinée ; les algues rouges ont un effet inverse sur l'ammoniaque libre ; la filtration de l'eau à travers le sable où pullulent des diatomées, algues brunes, entraîne la disparition presque totale de l'ammoniaque libre. Or, ayant examiné à mon tour l'influence de diverses algues sur le degré d'alcalinité de l'eau de mer, j'ai reconnu que la même espèce d'algue, suivant l'habitat et la saison, se comporte de façons diverses, et je serais assez disposé, pour expliquer cette inconstance d'allure, à admettre des associations symbiotiques des bactéries avec les algues.

Les bactéries se présentent donc à nous comme des organismes capables, dans certains cas, de s'alimenter aux dépens de substances chimiques à molécule assez simple (CO^2, Az, AzH^3, nitrates), mais cherchant constamment à produire autour d'elles un dégagement de chaleur considérable, et cela en détruisant les molécules complexes édifiées par les plantes avec lesquelles elles s'associent (*ferments*). Ainsi, elles essaieraient de se replacer dans les conditions initiales de la vie à la surface du globe.

Chloroleucites. — Les chloroleucites, qui utilisent l'énergie des rayons solaires principalement pour la construction des molécules hydrocarbonées, sont le plus souvent associés aux végétaux. Dans quelques cas, ils

(1) *Mittheilungen aus der zool. Station Neapel*, Berlin, 1898.

paraissent jouir d'une certaine indépendance, et Famintzine a même admis l'hypothèse, non vérifiée encore, de la symbiose des chloroleucites chez tous les végétaux ; les cultures à part n'ont pas réussi, mais cela peut s'expliquer : la symbiose serait tellement forte que la séparation des deux êtres serait devenue impossible.

GRANULES PIGMENTAIRES. — Ils seront étudiés tout au long au cours des chapitres suivants.

III. **La vie des cellules ou plastides.** — CONSTITUTION PLASTIDULAIRE DU NOYAU. — Je vais essayer de montrer maintenant que la vie d'une cellule n'est que le résultat de l'action synergique des plastidules qui composent son noyau.

La partie essentielle du noyau est un filament *(filament nucléaire)*, tantôt pelotonné et à replis anastomosés, tantôt déroulé et fractionné en tronçons *(chromosomes)*, et dans la matière constituante duquel *(linine)* se trouvent enchâssés de petits grains (*microsomes*), réfringents, fixant énergiquement les substances colorantes. On a donné le nom de *chromatine* à la substance qui constitue ces granules. C'est une matière assez complexe qui joue un rôle capital chez les êtres vivants, rôle qui est dû, semble-t-il, à l'*acide kernnucléique* qu'elle renferme ; en effet, cet acide a la propriété d'absorber ou de rejeter les substances albuminoïdes, et de former avec ces substances des combinaisons instables, dont la connaissance est de la plus haute importance pour comprendre les différences de volume du noyau et sa colorabilité si variable.

L'activité des granules de chromatine (microsomes) est surtout évidente dans la cellule œuf. Ainsi, Rückert (1) (1892), puis Born (1894), ont observé les phénomènes

(1) *Anat. Anz.*, VIII, p. 44-52.

suivants qui accompagnent la prématuration de l'œuf chez les sélaciens et chez le triton. Au début, le filament chromatique est représenté par une trentaine de chromosomes, isolés et contournés, à microsomes très petits. Bientôt *chaque* microsome grossit énormément en s'allongeant perpendiculairement à l'axe des chromosomes; ceux-ci deviennent cent fois plus longs et prennent par suite de l'accroissement transversal des microsomes un aspect plumeux; en même temps, leur nombre devient double. Ceci n'est que passager, il y a bientôt une réduction de nombre et de volume. L'augmentation de volume (7500 fois le volume primitif) de chaque microsome est due à l'élaboration par celui-ci de matières albuminoïdes qui se combinent d'abord avec l'acide kernnucléique, comme le prouve la perte de colorabilité basique de cet acide, et qui sont abandonnées ensuite.

L'acide kernnucléique est lui-même une substance complexe; quand sa molécule se détruit, elle donne naissance à un acide, l'acide thymique, composé d'acide orthophosphorique et de thymine, à des hydrates de carbone, et à des bases xanthiques, à savoir :

Adénine.	$C^5H^4Az^4(AzH)$.
Guanine.	$C^5H^4Az^4O(AzH)$.
Hypoxanthine (sarcine). . . .	$C^5H^4Az^4O$
Xanthine	$C^5H^4Az^4O^2$

Ce sont là des produits de désassimilation de la famille de l'acide urique; celui-ci n'est qu'un degré d'oxydation plus avancée :

Acide urique . . . . $C^5H^4Az^4O^3$.

Ainsi donc l'étude de la prématuration de l'œuf nous conduit à considérer le *noyau d'une cellule* (*plastide*) comme une *association de microsomes* (*plastidules*) *constitués par de la chromatine, substance capable d'entrer à des degrés divers dans des combinaisons albuminoïdes,*

et susceptible de donner en se détruisant des produits de la série xanthique.

Un fait très remarquable, c'est que *dans certains cas les microsomes peuvent s'affranchir du noyau et passer dans le protoplasma, pour y continuer leur rôle nutritif avec une modalité différente.* Dans la phase de réduction terminale de la prématuration de l'œuf, le nombre des chromosomes du noyau diminue beaucoup; Rückert admet qu'il y a fusion de ceux-ci, mais d'après Van Bambecke et Henneguy, chez les poissons, il y aurait élimination. Les observations de Henneguy sont particulièrement suggestives; dès 1888, cet auteur a constaté que chez l'œuf de la truite, en voie de maturation, le protoplasma du germe devient colorable comme le noyau par les colorants de la chromatine. Ce fait a des conséquences biologiques importantes : il semble que les microsomes émigrent dans le protoplasma, et, de plus, que recouvrant leur indépendance, ils continuent à y vivre, disséminés dans sa masse.

Les faits de rejet de la chromatine dans le protoplasma semblent d'ailleurs assez fréquents; ils fournissent l'explication de la formation du vitellus des œufs (Voir ch. VI); l'émission se fait, soit par diffusion des microsomes, soit par rejet de « nucléoles migrateurs », de « baguettes de chromatine », soit encore par bourgeonnement. On a donné le nom équivoque de *pyrénosomes* à tous ces corps accessoires d'origine nucléaire; ceux-ci conservent, au début du moins, la coloration de la chromatine (coloration verte par le réactif de Ehrlich-Biondi), mais ils peuvent la perdre ensuite (coloration rouge par le même réactif), entrant alors dans des combinaisons albuminoïdes.

Les phénomènes que nous venons de décrire dans la cellule-œuf se retrouvent à des degrés divers dans toutes les cellules de l'organisme, et l'*assimilation*, qui

est la *fonction vitale essentielle* de chaque cellule, résulte au moins pour une part des activités partielles des plastidules nucléaires.

Cette part est peut être une des plus importantes. En effet, si l'on considère une amibe, c'est-à-dire un des êtres cellulaires les plus simples, et si on la divise en deux parties contenant, l'une le noyau, l'autre uniquement du protoplasma (expériences de *mérotomie*), on constatera que seul le protoplasma de la partie nucléée conserve sa composition et ses propriétés spécifiques et s'accroît; l'autre partie se détruit plus ou moins, et finalement disparaît. Ainsi le noyau paraît être l'organe de l'assimilation dans la cellule; or, dans le noyau, la chromatine est la substance agissante; donc celle-ci, en dehors de toute théorie, doit être considérée comme possédant réellement le caractère par excellence de la matière vivante, l'assimilation. Ceci tendrait à rejeter au second plan le rôle du protoplasma entourant le noyau de la cellule.

IV. **Evolution de la vie plastidulaire à la vie plastidaire.** — FACTEUR THERMIQUE DE CETTE ÉVOLUTION. — Nous avons vu que les premiers êtres vivants ont dû être évidemment des *êtres de petite taille, homogènes* (*plastidules*), *vivant chacun librement en dehors de toute influence d'organismes étrangers*. Ces êtres ne paraissent plus avoir de représentants actuels; cela n'est pas étonnant si l'on songe que les conditions de milieu ont bien changé depuis l'époque de l'apparition de la vie sur la terre, en particulier la composition de l'air et de l'eau, et surtout la température; mais il est probable que *ces premiers êtres étaient constitués par de la chromatine,* vu la puissance assimilatrice de cette substance. Malgré des variations considérables dans les conditions de milieu, la matière vivante aurait conservé à travers les âges une composition à peu près constante. Au début, cette matière employait

l'énergie ambiante à effectuer des *réactions endothermiques*; au cours de l'évolution des êtres vivants, elle a conservé ce caractère : le noyau où elle réside actuellement est toujours le siège de pareilles réactions (synthèse vitale, assimilation).

Autrefois l'air et l'eau à la surface de la terre contenaient une énorme quantité d'énergie sous forme de chaleur et de lumière, et, comme il vient d'être dit, la matière vivante ne résistait à l'intensité de ces agents physiques qu'en les utilisant pour sa synthèse ellemême qui se faisait suivant l'équation (1) :

$$\underset{\text{chromatine.}}{\text{chr.}} + \underset{\text{aliment.}}{\text{al.}} = \underset{\lambda = \text{certain coefficient.}}{\lambda(\text{chr.})} + \underset{\text{produits secondaires de l'assimilation.}}{\text{pr. s.}}$$

Mais ensuite, petit à petit, chaleur et lumière ont diminué, et la matière vivante a dû, au contraire, avec le concours des substances *pr.s.*, lutter contre le refroidissement; *chr.* et *pr. s.*, se combinant à l'oxygène du milieu extérieur (respiration), ont donné lieu à un dégagement de chaleur toujours croissant, et *chr.* aurait été sûrement détruit par le mécanisme de la combustion, si *pr. s.* n'avait participé à celle-ci. Aussi *pr. s.* s'est accru notablement, tandis que *chr.* est resté sensiblement ce qu'il était, et *c'est précisément cet accroissement de pr. s. qui est la caractéristique des associations plastidulaires.*

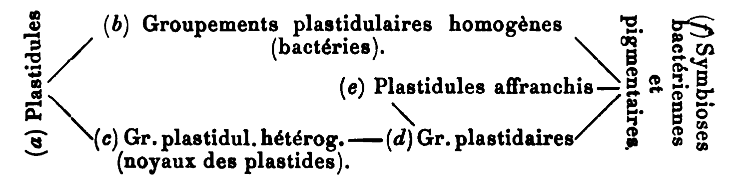
Les *bactéries* et les *leucites* peuvent donner une idée de ce qu'ont été les premières associations plastidulaires, mais ce n'est évidemment que plus tard que se sont formés les *noyaux*, associations plastidulaires élaborant une substance *pr. s.* déterminée, qu'on appelle le protoplasma, et donnant ainsi naissance à un *plastide* (cellule).

On voit par là que les manifestations vitales du *plastide* (*cellule*) sont bien différentes des manifestations vitales

(1) Légère transformation de l'équation de Le Dantec.

du *plastidule ancestral*. Celui-ci était le siège de réactions endothermiques (assimilation) et luttait ainsi contre la chaleur et la lumière; les manifestations de la cellule s'expliquent au contraire « si l'on admet que les réactions exothermiques (combustions vitales) l'emportent sur les réactions endothermiques (synthèses vitales)». La *bactérie*, elle, est une association de plastidules comme le noyau, mais incapable de produire du véritable protoplasma; aussi a-t-elle conservé l'allure physiologique du plastidule ancestral : alimentation minérale, résistance aux hautes températures (voir Ch. III p. 46), etc.; *pendant longtemps elle a essayé d'utiliser directement l'énergie du milieu extérieur* : elle a dû vivre dans des sources d'eau chaude (sulfuraires), former des pigments pour fixer l'énergie contenue dans les rayons solaires, — mais *une fois que le protoplasma a été créé* par des associations plus complexes, *elle s'est mise à profiter de l'énergie qui s'en dégage*, à détruire les molécules édifiées par les cellules et les organismes cellulaires, en un mot, la bactérie est devenue, soit parasite du protoplasma vivant, soit saprophyte du protoplasma mort.

Le tableau suivant représenterait l'évolution probable des êtres vivants depuis les plastidules ancestraux.



Bactéries (*b*) et *noyaux* (*c*) sont donc des associations du même ordre, mais les *premières* (*b*) *recherchent surtout l'énergie qui leur est nécessaire directement dans le milieu extérieur* (recherche de la chaleur, de la lumière; utilisation de celle-ci au moyen des pigments), les *secondes* (*c*), *au contraire, fabriquent la matière combustible* (*protoplasma*, *réserves*, etc.), *source de leur énergie*; de plus,

les *premières* (*b*) *sont restées beaucoup plus sensibles que les secondes* (*c*) *aux variations du milieu extérieur, thermiques, chimiques*, etc.

Tandis que les plastides nucléés (*c*) se sont associés pour former des êtres polyplastidaires (*d*) de masse considérable, sources d'énergie importantes, les bactéries (*b*) sont devenues parasites de ces êtres, ou saprophytes de leurs cadavres, pour lutter contre le refroidissement; mais, devenues parasites, elles ont conservé une certaine indépendance : en particulier la faculté de se nourrir directement au moyen de matières minérales, la destruction des matières organiques (fermentation) n'étant qu'un phénomène surajouté à la véritable nutrition.

Les *bactéries* se présentent donc à nous comme des êtres à *tendance conservatrice marquée*; mais, *au sein des cellules qui évoluent et progressent, les plastidules nucléaires ont conservé aussi les caractères ancestraux, et peuvent même parfois recouvrer leur indépendance*; dans l'œuf, phase ancestrale de l'histoire de tout être vivant, certains plastidules (*e*) quittent le noyau, isolément ou par petits groupes, gagnent le protoplasma (émissions chromatiques) et y continuent leur vie, travaillant alors isolément et édifiant des substances plus ou moins complexes, comme les réserves vitellines.

On doit se demander maintenant quelle est la *place des granules pigmentaires* dans le tableau de l'évolution ci-dessus. Le fait d'être imprégné d'une substance colorante et de pouvoir utiliser ainsi *directement* l'énergie du milieu extérieur est un fait ancestral, et il est bien difficile de dire actuellement si les granules pigmentaires sont des plastidules parasites (*a*), comme l'ont supposé certains auteurs, ou bien des plastidules nucléaires affranchis (*e*). Dans ce petit livre, j'aborderai bien des fois cette question brûlante d'intérêt.

V. La vie des êtres plastidaires. — Influence des facteurs thermique et chimique. — Mais pour pouvoir

résoudre ce problème, il faut bien se rendre compte de l'extrême complexité de la vie des êtres plastidaires, qui sont le siège des manifestations pigmentaires.

Un être plastidaire, au maximum de complexité, comprend :

1° Un *noyau* ou plusieurs (colonies de plastidules chromatiques) fabriquant une masse de protoplasma, enveloppée ou non, cloisonnée ou non ;

2° Des éléments chromatiques échappés du noyau (plastidules ou groupements de plastidules), dits *pyrénosomes*, et ayant recouvré leur vie indépendante ;

3° Des éléments pigmentaires, dits *granules pigmentaires* ;

4° Des *bactéries* parasites ou symbiotiques.

Ces divers éléments réagissent les uns sur les autres, et il en résulte un état d'équilibre : la *résultante* est la vie de l'être considéré.

C'est cette union hétérogène qui peut expliquer l'évolution des êtres plastidaires. On conçoit en effet aisément que les divers facteurs primaires de l'évolution, température, influences chimiques, etc., n'agissent pas de la même façon sur les chromosomes, sur les pyrénosomes, sur les granules pigmentaires, et sur les bactéries parasites. Ces dernières, en particulier, je l'ai dit, sont excessivement sensibles aux variations du milieu extérieur, en particulier aux variations de la température.

Je signalerai à ce propos un fait que j'ai observé à Arcachon (1). Du 20 au 25 octobre de l'année 1898, la température de l'eau de la mer s'est abaissée de quelques degrés, et immédiatement les manifestations vitales des crustacés décapodes littoraux (crevettes et crabes) ont changé d'une façon considérable, si considérable qu'il était difficile au premier abord d'entrevoir un rapport entre l'effet et la cause : des crabes, tout en continuant à respirer, se sont mis à absorber de l'acide carbonique,

---

(1) *C. R. Soc. Biol.*, 5 novembre 1898 et 4 novembre 1899.

et de ce fait le coefficient $\frac{CO^2}{O}$ s'est abaissé. Or, la mer est peuplée de bactéries, en particulier de bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes : ces bactéries entourent les êtres marins, les pénètrent même, on en observe sur la carapace des crustacés, à l'entrée des voies digestives, dans le mucus que ces animaux secrètent pour construire leurs galeries. Il semble que le refroidissement agisse sur les bactéries de façon que la proportion d'ammoniaque libre et d'azote augmente dans l'eau; sous l'influence de cette rupture de l'équilibre chimique, de cette *intoxication* due aux bactéries (dénitrification plus accusée), l'organisme du crabe réagit et se met à absorber de l'acide carbonique pour neutraliser l'alcalinité croissante du sang, qui est fonction de celle de l'eau de mer.

J'ai retrouvé l'absorption de l'acide carbonique, encore plus prononcée, chez les animaux des fonds coralligènes; chez les *Gonoplax rhomboïdes*, le coefficient respiratoire devient même négatif.

Ces observations mettent bien en évidence le rôle que jouent les bactéries vis-à-vis des organismes plastidaires; à la suite de modifications thermiques même *minimes*, les bactéries, qui sont *si sensibles* à ces modifications, AMPLIFIENT en quelque sorte l'action de la température en la transformant en action chimique.

J'ai remarqué en outre que, *dans tous les cas où il y a absorption d'acide carbonique, la production des pigments est augmentée d'une façon notable* (en particulier rejet par la bouche de quantités considérables de pigments). Ce fait est dû à l'*intoxication bactérienne*. Toute intoxication agit, en effet, sur le noyau, sur ses plastidules composants; beaucoup de ceux-ci, habitués à vivre dans un milieu d'une constance chimique assez remarquable, le protoplasma, très sensibles aux variations chimiques, c'est-à-dire aux poisons, s'affranchissent, sortent du noyau pour périr dans le protoplasma, ou

bien pour y mener une vie plus indépendante, en devenant vraisemblablement des granules pigmentaires.

VI. Métamorphoses et production du pigment. — Les phénomènes que je viens de décrire sont en définitive ceux qui accompagnent toutes les métamorphoses.

On sait que l'on conçoit maintenant l'évolution ontogénique de beaucoup d'êtres comme *discontinue;* de temps en temps on observe une phase caractérisée par un état d'intoxication, état asphyxique en particulier. Les belles recherches de Bataillon sont explicites à cet égard.

Ce savant a montré que pendant la métamorphose des insectes, il se produit une diminution du coefficient respiratoire, et par suite une accumulation de CO^2 dans le sang. La larve, il est vrai, entre en métamorphose sans que les conditions de milieu semblent varier ; mais la composition chimique du milieu intérieur ne dépend pas seulement de celle du milieu extérieur : par usure des organes excréteurs, il arrive un moment où l'organisme s'intoxique, et par suite où la métamorphose commence.

On peut également considérer les ascidies comme des animaux normalement en état de métamorphose (1) : chez elles l'excrétion se fait mal et dans leur corps pullulent une foule de bactéries, très sensibles aux variations du milieu extérieur, et entraînant par suite comme chez les crustacés des intoxications variables de ces organismes.

Chez les ascidies, le pigment est très développé, ce qui n'est pas étonnant chez des animaux en voie de métamorphoses continuelles ; pendant la métamorphose, les insectes prennent des teintes brillantes ; ces faits sont à rapprocher de la production du pigment chez les crustacés qui absorbent de l'acide carbonique.

(1) Bohn : *Dyspnée toxi-alimentaire.* Thèse Méd. Paris, 1898.

Giard, qui a émis tant d'idées fécondes sur l'*origine* et sur la *nature du pigment*, a signalé déjà depuis longtemps le *rapport qui existe entre la métamorphose et la production de celui-ci.*

Ce fait capital nous ramène de nouveau au problème que nous nous sommes posé sur la signification du granule pigmentaire : Est-il un plastidule parasite, dernier survivant des plastidules ancestraux, ou bien un plastidule nucléaire affranchi? A-t-il une indépendance primitive ou acquise? Jusqu'où peut aller cette indépendance? Peut-il quitter un protoplasma spécifique pour un autre? Sa fonction chromogène est-elle nécessaire et invariable?

Telles sont les questions que nous aurons à examiner, sinon à résoudre.

CHAPITRE PREMIER

DE LA CONSTITUTION DES PIGMENTS EN TANT QUE SUBSTANCES CHIMIQUES PRODUITES PAR LES GRANULES PIGMENTAIRES

Les granules pigmentaires étant caractérisés par les substances chimiques (pigments) qu'ils produisent, il importe, avant de commencer leur étude, de définir chimiquement ces substances, ce qui n'est pas toujours facile. Les pigments sont la plupart encore mal connus, et il est presque impossible, dans l'état actuel de la science, de les enchaîner ou même de les classer d'une façon quelconque.

Cependant je proposerai la division suivante :

1° Pigments hydrocarbonés ou lipochromes;

2° Pigments azotés dérivés de la chromatine;

3° Pigments azotés de la série aromatique.

I. **Pigments hydrocarbonés (lipochromes) et leurs dérivés.** — Le type de cette famille est la *lutéine*, substance colorante jaune que l'on peut extraire du jaune de l'œuf de poule et obtenir à l'état cristallisé.

Dans l'œuf des oiseaux, la formation de la lutéine accompagne celle des réserves; celles-ci sont des corps gras et des substances albuminoïdes. D'une façon générale, on observe fréquemment dans les organismes cette association des lipochromes et des matières grasses. Ainsi, pendant l'évolution des éléments génitaux, comme je l'ai montré plus haut, il se produit des migrations chromatiques, et les plastidules nucléaires répandus dans le protoplasma, continuant leur rôle d'édification, font la synthèse de substances grasses *incolores ou colorées;* ces dernières sont précisément les lipochromes. Un autre exemple de cette association, fort frappant, est celui fourni par le saumon : la chair est colorée grâce à une huile

qu'elle contient qui dissout la matière colorante rouge, un lipochrome également; au moment de la reproduction, cette huile, s'accumulant dans les ovaires, y entraîne le pigment, et la chair se décolore.

Les lipochromes se présentent donc fréquemment chez les vertébrés avec le caractère de réserves : on les rencontre dans les ovaires, dans les œufs, dans les capsules surrénales, dans les corps jaunes de la grenouille, dans des amas graisseux; très souvent également ils colorent le sérum, et chez les poissons, les amphibiens, les oiseaux (1), les organes les plus divers sont imprégnés de leurs solutions. *Dans les téguments, toutefois, ils n'ont plus ce caractère de réserves :* granuleux ou diffus, ils donnent leur coloration aux parties jaunes, vertes, orangées ou rouges de la peau des vertébrés (2), coloration peu stable à la lumière. La *décoloration* est surtout prononcée dans la rétine : ainsi a-t-on remarqué, chez certains vertébrés dont la graisse est colorée, des gouttelettes graisseuses au fond de l'œil qui se décolorent par l'exposition aux rayons solaires; le *pourpre rétinien*, qui dérive peut-être de ces gouttes graisseuses, présente cette propriété au plus haut degré.

Cette remarque explique que les lipochromes sont si répandus dans les téguments des invertébrés, chez les formes aquatiques, l'eau servant d'écran contre les rayons solaires. La *zoonérythrine* (ou *tétronérythrine*) est la mieux connue de ces substances colorantes; elle présente une série de teintes différentes et donne, avec l'oxygène, des combinaisons stables *incolores*. Elle a été l'objet d'une discussion entre Krukenberg et Merejkowsky (3); ce dernier a attribué à ce pigment un rôle analogue à celui de l'hémoglobine; mais, tandis que celle-ci forme avec l'oxygène des combinaisons instables, celles de zoonérythrine et d'oxygène sont assez stables; dans quelques cas elles se réduisent : ainsi Letelier a montré que la coloration de la limace rouge provient de la réduction de la zooné-

---

(1) Ce fait est plus rare chez les reptiles; chez les ophidiens, on ne trouve plus que des traces de lipochromes.

(2) Chez les mammifères, les lipochromes ne se rencontrent jamais en quantités appréciables dans la coloration des formations épithéliales.

(3) Merejkowski : Sur la tétronérythrine dans le règne animal et sur son rôle physiologique. *C. R. Ac. Sc.*, 12 décembre 1881.

rythrine oxydée ; c'est par le même mécanisme que le pourpre se développe aux dépens d'une substance incolore contenue dans le mucus de la glande à pourpre des *Murex*, *Purpura*, etc. Dans les fonds marins, où les phénomènes réducteurs sont si importants, des crustacés, des échinodermes, des gorgones, des anémomes de mer, etc., présentent des colorations où le jaune et le rouge dominent, et qui sont attribuées à des lipochromes : zoonérythrine, astroïdine, échinastrine, actinochromine, etc.

Les lipochromes sont donc largement répandus dans les divers groupes du règne animal ; chez les invertébrés, ils ont quelque peu les caractères des pigments respiratoires ; chez les vertébrés, ils acquièrent ceux des substances de réserve ; ils sont associés aux corps gras et en prennent les propriétés.

Comme les corps gras, les lipochromes sont des corps ternaires ; la molécule est composée de carbone, d'hydrogène et d'oxygène.

Ces pigments peuvent se mélanger intimement aux corps gras, et admettent les mêmes dissolvants que ceux-ci : éther, alcool, chloroforme et benzine (solutions jaunes), sulfure de carbone (solutions rouges). On peut donc dire que les lipochromes sont, au moins chez les vertébrés, des *graisses colorées*, mélangées à des graisses incolores ; dans quelques cas, ou a pu les isoler et les obtenir à l'état cristallisé.

La couleur la plus générale est celle de beaucoup de graisses, le jaune, et la colorabilité est très grande. Mais la décoloration se produit à la lumière, en présence de l'oxygène, et la teinte varie sous l'action de divers agents chimiques. Les acides transportent les tons vers la partie la plus réfrangible du spectre : l'acide sulfurique colore les solutions en bleu, l'acide nitrique en vert (1) ; l'iode agit de même, du moins sur certains d'entre eux. Les bandes d'absorption au spectroscope sont variables : en général il y en a plusieurs dans la partie la plus réfrangible du spectre, mais leur position varie avec le dissolvant.

Les lipochromes sont représentés également chez les végé-

(1) Dastre et Floresco ont montré récemment (*Soc. Biol.*, 22 janvier 1898. Pseudo-réaction nitrique des lipochromes) que cette réaction n'est pas due aux lipochromes, mais à l'alcool ou au chloroforme qui les dissout.

taux, et souvent sous des formes moins altérables : telle est la *carotine* $C^{18}H^{24}O$, substance colorante de la carotte cultivée, que l'on a obtenue sous forme de cristaux rhombiques; Arnaud l'a découverte chez un grand nombre de végétaux, montrant ainsi la vaste distribution des lipochromes chez les êtres vivants.

Les lipochromes paraissent être dans certains cas le point de départ d'une évolution pigmentaire, et donner lieu à des synthèses chromogènes. Newbigin a montré récemment que ces pigments qui fournissent la couleur fondamentale des crustacés décapodes sont susceptibles de se combiner avec une base organique (dérivée probablement des muscles) pour donner la teinte bleue de ces animaux. Le fait signalé par cet auteur est sans doute assez général dans le règne animal, et permettra probablement de se rendre compte de la nature d'un certain nombre de pigments mal classés de nos jours.

Souvent ces combinaisons azotées des lipochromes ont été confondues avec d'autres combinaisons formées par les matières albuminoïdes et certains groupements chimiques provenant de la destruction de la molécule de chromatine. Il semble en particulier que les mélanines ou pigments noirs sont tantôt des dérivés azotés de lipochromes, tantôt des dérivés plus ou moins directs de la chromatine.

II. **Pigments azotés dérivés de la chromatine.** — Parmi ces pigments, les uns sont de simples produits de décomposition de la chromatine (pigments uriques), les autres sont des combinaisons azotées parfois fort complexes de ces mêmes produits (hémoglobine, chlorophylle et leurs dérivés).

PIGMENTS URIQUES DES LÉPIDOPTÈRES ET DES POISSONS. — Depuis longtemps Giard avait rapproché les pigments des produits d'excrétion; c'était là une vue féconde; les recherches récentes de F. Gowland Hopkins et celles du Dr Urech, pleines d'intérêt et éminemment suggestives, s'y rattachent : ces auteurs ont montré que les couleurs des ailes des papillons de la famille des Piéridés sont dues à des pigments qui sont de simples modifications des produits d'excrétion ordinaires de l'organisme. Hopkins a traité les ailes des *Pieris* par l'eau chaude, et il a pu révéler dans la solution la présence d'acide urique et convertir cet acide en urée. Un acide dit *lépidoptérique*, extrait des ailes des papillons, à cause de sa parenté

avec les produits normaux de l'excrétion, présente un grand intérêt au point de vue de la physiologie comparée. Urech a émis l'opinion, que les pigments des ailes des lépidoptères proviennent directement de la destruction de la *chromatine* du noyau, substance qui prend de plus en plus d'importance aux yeux des physiologistes, et sur laquelle j'ai attiré particulièrement l'attention du lecteur dans l'introduction. Parmi les produits de la destruction, j'ai cité déjà les dérivés xanthiques, l'*adénine*, la *guanine*, l'*hypoxanthine*, la *xanthine*, dont les formules sont voisines les unes des autres; celle de la xanthine paraît être la suivante :

```
      AzH — C — HAz
     /      |      \
  CO        C        CO ;
     \             /
      AzH — C — HAz
```

Ce seraient précisément ces corps qui, en subissant de légères modifications, — accroissement du poids moléculaire, — donneraient naissance aux pigments, d'abord au pigment jaune, ensuite au pigment rouge.

Chez les poissons, la *guanine* joue un rôle important dans la coloration des téguments : la peau supplée le rein insuffisant chez ces vertébrés inférieurs, dont le sang renferme une assez forte proportion de produits d'excrétion azotés.

Hémoglobine et ses dérivés. — L'hémoglobine, matière colorante du sang des vertébrés, paraît également tirer son origine de la chromatine; telle est du moins l'opinion de Macallum.

C'est en tout cas une matière azotée ferrugineuse d'une grande complexité; fréquemment elle est à l'état d'*oxyhémoglobine* (hémoglobine + oxygène). Sa composition, mal connue, varie d'ailleurs suivant les espèces animales; de l'analyse de Kossel (cheval) résulte la formule suivante :

$$C^{544}H^{828}Az^{147}O^{147}S^{2}Fe,$$

qui est loin d'être établie sur des bases certaines, mais qui a un avantage : celui de montrer la complexité de cette molécule.

A cause de son importance chez l'homme, l'hémoglobine a été suivie à travers toutes ses modifications dans l'organisme. La thèse récente de Gautrelet expose l'évolution pigmentaire dont elle est le point de départ, et il serait à désirer qu'on

poursuivit des recherches analogues au sujet des autres pigments.

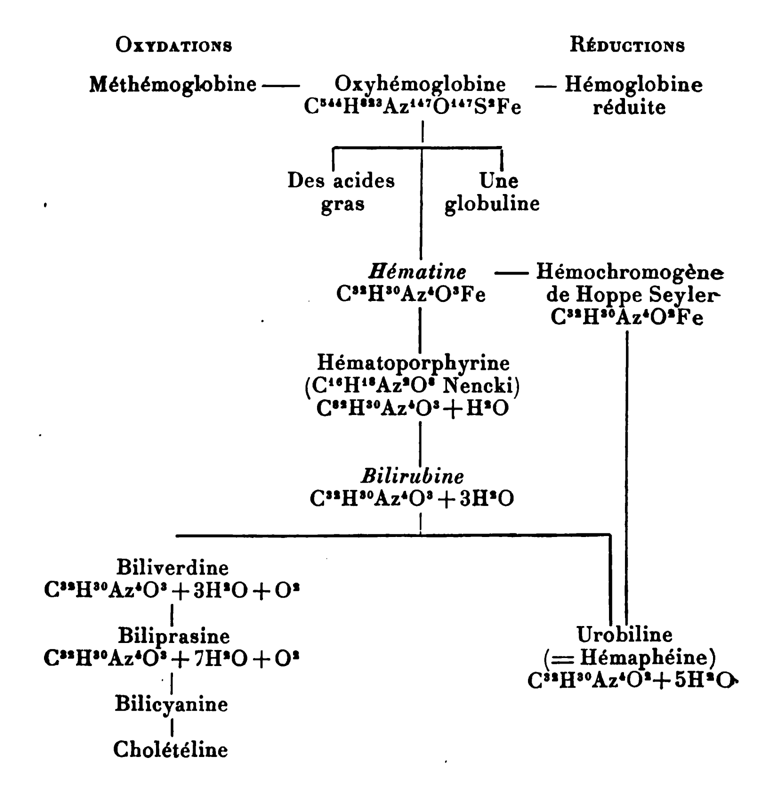
Sous l'action de l'eau chaude (60° C.), sous celle des acides et des bases concentrés, l'oxyhémoglobine se détruit en donnant :

1° Une substance albuminoïde du groupe des globulines ;

2° Un pigment ferrugineux, l'*hématine*, corps qui fixe alors un peu d'oxygène ;

3° Des acides gras (formique, acétique).

L'HÉMATINE, que l'on retrouve *presque identique à elle-même dans les diverses hémoglobines du règne animal*, $C^{32}H^{30}Az^{4}FeO^{3}$ ou formules voisines, *est à son tour le point de départ d'une série de transformations*, indiquées dans le tableau suivant :



Si l'hémoglobine est par excellence la matière colorante du *sang* des vertébrés (amphioxus excepté), elle colore aussi les *muscles*, mais sa distribution dans ceux-ci est très irrégulière, Ainsi chez l'hippocampe, les muscles de la nageoire dorsale seuls sont rouges; chez le *Luvarus*, poisson très rare, la distinction entre les muscles rouges et les muscles pâles est très marquée; quant aux muscles lisses, il n'y a que ceux de la paroi du rectum qui sont colorés par l'hémoglobine. Cette localisation rappelle celle présentée par quelques mollusques: *Littorina, Buccinum undatum*, etc., chez lesquels la coloration porte seulement sur les muscles du pharynx. L'hémoglobine est d'ailleurs un pigment rare chez les invertébrés : on la trouve encore au niveau des fentes céphaliques des némertes, dans l'hémolymphe des *Lumbricus, Tubifex*, et autres annélides, dans le liquide périviscéral des turbellariés, etc.

Les dérivés de l'hémoglobine, caractérisés par la réaction de Gmelin, colorent la bile des vertébrés; d'autre part, l'*urobiline* et l'*uroérythrine* ($C^{32}H^{22}Az^4O^5Fe$) sont les pigments normaux de l'urine. La *biliverdine* donne aux coquilles de certains oiseaux la teinte bleue ou verte, tandis que l'*hémato-porphyrine* leur donne la couleur rouge, brune, de cuir, jaune ou noire. Krukenberg dit avoir décélé chez les invertébrés de la biliverdine dans un grand nombre de coquilles de Trochidés, d'Haliotidés; il a reconnu aussi que la *turbo-brunine*, pigment très voisin de l'hémoglobine, qui teint les coquilles des Turbidés en rouge foncé, se transforme par l'ébullition en biliverdine.

Chlorophylle et ses dérivés. — La chlorophylle, dont le rôle physiologique chez les plantes est si important, dériverait, d'après Macallum, comme l'hémoglobine, de la chromatine.

C'est un corps complexe, très instable, de composition variable.

Parmi les dérivés de la chlorophylle, la *phylloporphyrine*, $C^{16}H^{18}Az^2O$, est presque identique à l'*hématoporphyrine* de Nencki, $C^{16}H^{18}Az^2O^3$ (1), dérivé non ferrugineux de l'hématine, comme l'ont montré récemment Schunk et Marchlevsky;

(1) Cette formule tirée du mémoire de Nencki ne répond pas exactement à la formule donnée plus haut, ce qui nous prouve qu'on n'est pas très fixé à cet égard.

les spectres sont à peu près les mêmes, les dissolutions neutres ont la même couleur et la même fluorescence, les dissolutions éthériques se décolorent quand elles sont placées plusieurs mois à la lumière diffuse du soleil dans des tubes scellés. La phylloporphyrine et l'hématoporphyrine sont probablement deux degrés d'oxydation de la même substance. A l'appui de cette parenté, on peut citer la propriété qu'ont les acides, tels que HCl, de donner avec l'hémoglobine comme avec l'alkachlorophylle, des éthers : éthers de l'hématine (hémines) $C^{32}H^{31}O^{3}Az^{4}FeCl$ et éthers correspondants de la phyllotaonine $C^{40}H^{39}Az^{6}O^{5}Cl$. Ces faits ont une importance considérable, puisqu'ils rapprochent l'une de l'autre, au point de vue de la constitution moléculaire, l'hémoglobine et la chlorophylle, et ont inspiré à Nencki un parallèle biologique entre la matière colorante des feuilles et celle du sang (1).

Le chlorophylle se trouve chez presque tous les végétaux; je discuterai plus loin (ch. IV), sa présence chez les animaux.

D'après ce qui précède, un certain nombre de pigments dériveraient de la molécule de chromatine et de la transformation de ses produits de décomposition; ils seraient dûs tantôt à la modification des *bases xanthiques,* tantôt à la destruction progressive de l'*hémoglobine* et de la *chlorophylle.*

L'*hématoporphyrine* et la *phylloporphyrine*, qui en sont respectivement les dérivés les plus importants, donnent des matières colorantes, aussi bien en se détruisant, qu'en entrant en combinaison. C'est ainsi que Nencki a montré que l'hématoporphyrine n'est autre chose que la *protéin-chromogène* de Stadelmann, ainsi nommée parce que, d'une part, elle est produite dans la décomposition des protéines (albumines) par le suc pancréatique (Gmelin) et que, d'autre part, elle fournit par synthèse des matières colorantes : celle du sang, celle de la bile, et celle des pigments mélaniques. Il est même vraisemblable que les groupes chromogènes, hématoporphyrine et phylloporphyrine, peuvent servir à la synthèse de l'hématine et de la chlorophylle. L'hématine à son tour combinée avec diverses albumines donne les hémoglobines

(1) NENCKI : Des relations biologiques entre la matière colorante des feuilles et celle du sang. *Arch. des Sc. Biol. de l'Inst. imp. de Méd. exp.*. Saint-Péterbourg, édition russe, V, p. 304.

des diverses espèces de sang; ainsi Bertin-Sans et Moitessier sont arrivés à effectuer cette combinaison en solution alcaline et à obtenir la méthémoglobine, qui a fourni ensuite l'hémoglobine, puis l'oxyhémoglobine.

Ces synthèses chromogènes sont à rapprocher de celles que nous avons signalées en terminant l'étude des lipochromes, et nous ramènent à examiner la question si controversée de la nature des pigments noirs, ou mélanines.

Mélanines. — Ceux-ci, grâce à leur importance chez les vertébrés, et chez l'homme en particulier, ont été en effet l'objet de discussions nombreuses.

Leurs caractères sont des *caractères négatifs* d'inaltérabilité, qui expliquent la difficulté de l'isolement à l'état de pureté de ces corps. Les analyses ont donné des résultats très peu concordants: le chiffre de l'azote présente des écarts assez considérables, de même celui du fer.

Il faudrait peut-être distinguer deux sortes de mélanines : les unes se rapprochant des lipochromes, bien que contenant du fer et de l'azote; les autres, plus riches en fer, semblant avoir une origine hématique (ou même nucléaire) : pigment du foie des paludéens, etc. C'est à la suite de ces dernières qu'il faudrait placer le *pigment ocre du diabète bronzé,* étudié par Auscher et Lapicque, très inaltérable, et se rattachant, d'après ces auteurs, à un hydrate ferrique, $Fe^2O^3, 2H^2O$.

On voit par cet exemple quelle importance peut prendre le fer dans la constitution moléculaire des pigments; ce métal, et sans doute l'arsenic (1) et quelques autres corps, se combinent assez facilement aux pigments azotés dérivés de la chromatine ou des lipochromes; ceci n'est pas fait pour nous étonner, car d'après les recherches de Quinton (2) il faut

(1) D'après une communication récente de Gautier (*C. R. Ac. Sc.*, 6 août 1900), il semble que l'arsenic joue un rôle important dans la coloration des vertébrés (parures de noces, etc.). Ce fait est à rapprocher de celui signalé par Krukenberg, à savoir que le fer s'accumule dans les plumes des oiseaux, à la suite de la transformation de l'hémoglobine en hématoporphyrine.

(2) Quinton : *L'eau de mer, milieu organique. Constance du milieu marin originel, comme milieu vital, à travers la série animale.* XIIIe Congrès de Médecine, 1900, section de Physiologie, et Congrès Avancement des Sciences, 1900, Ire partie, p. 192.

line dans les organismes vivants (1); nous les signalerons chez les bactéries (voir ch. III). Il est curieux de rencontrer chez des organismes qui ont certainement précédé la cellule dans l'évolution générale des êtres vivants des pigments qui, grâce à des changements moléculaires insignifiants (substitution de radicaux organiques dans les groupements terminaux), peuvent prendre toutes les teintes du spectre.

Ce serait peut-être de ce côté qu'il faudrait chercher les pigments des plastidules ancestraux; ceux-ci auraient une allure assez différente de ceux que l'on rencontre plus habituellement dans les cellules, les *lipochromes* et les pigments formés aux dépens de certains radicaux dérivés de la chromatine, les uns et les autres susceptibles d'entrer dans les *combinaisons azotées complexes* (albuminoïdes), qu'explique la formation d'un protoplasma, absent chez les plastidules ancestraux et en général chez les bactéries.

Il est à remarquer, pour conclure, que tous les pigments semblent dériver de l'activité, assimilatrice ou désassimilatrice, de plastidules de chromatine : les couleurs d'aniline sont produites par les bactéries, petits amas de chromatine; dans l'œuf, les lipochromes sont le résultat de la vie des pyrénosomes chromatiques; enfin, la plupart des pigments des êtres supérieurs sont des dérivés chimiques de la chromatine. Ceci vient appuyer l'idée que les granules pigmentaires sont constitués par de la chromatine. Nous aborderons maintenant l'étude détaillée de ces granules.

---

(1) Prétendues couleurs d'aniline (aplysie, etc.); voir Krukenberg.

CHAPITRE II

GRANULES PIGMENTAIRES EN TANT QUE PRODUCTEURS DE PIGMENTS

P. Carnot, dans un travail remarquable, a bien mis en lumière l'*individualité du granule pigmentaire;* il en a indiqué la *forme*, les *dimensions*, la *teinte* et la *composition chimique*.

Forme des granules pigmentaires. — La forme, dit Carnot, est presque toujours celle d'une *sphère*. Ainsi, des pigments aussi divers que les lipochromes, le pigment des écailles et des poils de l'aile des papillons, la mélanine, la mélaïne de la poche du noir des céphalopodes, le pigment hématique du foie des paludéens, et même le pigment ocre (hydrate ferrique) des cirrhoses pigmentaires, la présentent. D'autre part pour des pigments voisins et le même animal, elle peut varier : chez le cobaye (mais non chez le lapin) et chez l'homme, le pigment choroïdien se présente en granules ronds et le pigment rétinien en bâtonnets allongés et effilés à leur extrémité.

Dimensions. — Les dimensions sont assez variables; c'est là, d'après Carnot, un caractère de faible importance : on peut trouver dans les tumeurs mélaniques des granulations voisines de taille fort différente.

Teinte. — La teinte est variable. Voici ce que dit Carnot à ce sujet : « Dans un même organe et souvent dans une même cellule, certaines granulations paraissent claires, d'autres plus foncées, d'autres enfin complètement noires... Cette différence de teinte est souvent très frappante. Nous l'avons bien souvent constatée pour des granulations de mêmes dimensions, sur des préparations de pigment mélanique : bien souvent sur des membranes tendues de grenouille, certaines cellules pigmen-

Aperçu sur les bactéries chromogènes. — Les bactéries sont capables, dans certains cas, de produire des couleurs d'une intensité remarquable : c'est le *rouge éclatant* développé par le *bacille sanguin* ou par le *microcoque miraculeux* (*M. prodigiosus*) qui, dans les églises humides, produit les hosties sanglantes; c'est le *rose* du *bacille érythrospore;* le *jaune* du *bacille jaune*, qui teint le lait mal soigné, et celui du *microcoque orangé;* le *vert* du *microcoque vert;* le *bleu*, produit par le *vibrion bleu* (*V. cyanogenus*) dans le lait, ou par le *bacille pyocyanique* dans le pus; le *violet* qui se développe sur la viande en voie de pourriture; le *noir*, enfin, du *bacille mélanospore*. Toutes ces couleurs, qui rappellent un peu les couleurs d'aniline, sont retenues *dans la membrane*.

D'autres fois, le pigment colore *le corps même* : c'est le cas de la *bactérie rose fleur de pêcher*, qui vit dans les eaux stagnantes, et qui a été étudiée par Ray-Lankester en 1873, — c'est celui du *bacille photométrique de Engelmann* (1881), etc.

On n'a, jusqu'ici, que des connaissances assez imparfaites sur la nature chimique de ces matières colorantes.

Zopf a montré que le pigment jaune du *Bacterium egregium* est un *lipochrome*. C'est là un cas unique.

On a cherché à rapprocher les couleurs produites par un certain nombre de bactéries des *couleurs d'aniline*, en particulier le violet qui se développe sur les viandes pourries, et le rouge du *Micrococcus prodigiosus*. Celui-ci, extrait par l'alcool (il est insoluble dans l'eau), se décolore sous l'action des alcalis et se développe à nouveau sous celle des acides; or le chlorhydrate de rosaniline (fuchsine) se décolore sous l'action de la soude et se colore à nouveau sous celle de l'acide sulfurique. Mais ces caractères ne suffisent pas à établir une parenté. Erdmann a indiqué que la coloration du lait formée par le *Vibrio cyanogenus* est due à un pigment qui ressemble étonnamment à l'aniline bleue ou triphényl-rosaniline de Hoffmann; Krukenberg, qui a montré combien on a abusé des couleurs d'aniline, reconnaît lui-même que, dans ce cas, la ressemblance est frappante : le spectre ne diffère de celui du bleu d'aniline qu'en ce que la bande qui est contre le D est plus rapprochée de l'extrémité violette.

Les pigments qui colorent le corps des bactéries, et parfois la membrane, ont été rattachés à une substance chimique qui



n'est guère bien caractérisée que par son spectre d'absorption, la *bactério-purpurine de Engelmann*. Ce pigment a une teinte pourprée qui vire tantôt au rouge, tantôt au bleu, tantôt au brun. Outre trois bandes d'absorption dans la partie lumineuse du spectre, le pourpre en présente une dans l'ultra-rouge. Comme il est insoluble dans la plupart des liquides, on a dû, pour établir ses propriétés optiques, se servir de plaques de bactéries mortes trempées dans l'huile. Ce pigment a des analogies physiologiques évidentes avec la chlorophylle.

La fonction chromogène chez les bactéries n'est pas une fonction nécessaire. Wasserzug (1), dans un travail remarquable sur la formation de la matière colorante chez le *Bacillus pyocyaneus*, a montré l'apparition progressive du pigment à mesure que la culture se développe, après rajeunissement, et il a indiqué ce fait très curieux, c'est que quand on part d'une culture âgée et que l'on pousse loin la dilution dans le bouillon de culture, les divers tubes ensemencés en même temps se comportent de façons très différentes : le développement du pigment peut être retardé, ou même *supprimé*. Toutefois, l'absence de coloration n'est pas durable, et, dans un milieu favorable, la bactérie récupère la fonction chromogène rapidement, c'est-à-dire au bout d'une à trois cultures. Ainsi, « *dans une même culture, toutes les cellules (bactéries) ne sont pas également aptes à produire la matière colorante ; les différences individuelles s'accentuent avec l'âge, à mesure que le milieu subit lui-même des modifications plus profondes.* » Wasserzug a tâché par divers procédés (ensemencements successifs dans du bouillon de veau, inoculations à des lapins) de rendre homogènes les cultures, mais, quand il y est arrivé, l'homogénéité n'a jamais été que de courte durée.

Ce fait est à rapprocher, il me semble, de celui présenté par les granules pigmentaires de diverses teintes chez un même animal, et signalé par Carnot (pigments mélaniques), puis par Pizon (pigments des ascidies).

Influence de la chaleur sur les bactéries chromo-

---

(1) WASSERZUG : *Notice biographique et travaux scientifiques*. Sceaux, 1889.

L'action des acides est assez prononcée; mais la couleur ne disparaît en général que quand le développement est devenu impossible, et les cultures contenant des traces d'acide inférieures à la dose antiseptique ont une *teinte plus vive* que les cultures non additionnées d'acide. Ici encore les divers individus de la colonie réagissent de façons différentes.

ACTION DES SELS. — Wasserzug, poursuivant son étude sur le *Bacillus pyocyaneus*, a montré que les lactates de potasse et de chaux, les sels de zinc, les tartrate, phosphate, azotate et chlorate de potasse, le tartrate neutre d'ammoniaque, le sel marin..., à des doses plus ou moins fortes, empêchent la formation du pigment (A), puis le développement de la bactérie (B).

	A	B
Azotate de potasse. . . .	5,0 à 5,5	6,0 à 6,5

ACTION DE L'ALCOOL, DE LA GLYCÉRINE, DES SUCRES. — Il en est de même de certaines substances organiques : alcool, glycérine.

L'action des sucres est particulièrement remarquable; elle se fait sentir à des doses relativement faibles.

Conclusions. — De tout ceci il faut surtout retenir que la lumière et les substances chimiques impressionnent d'une façon intense les petites masses de chromatine qui constituent les bactéries, et souvent modifient la structure moléculaire de la matière vivante d'une façon durable.

Une lumière d'intensité moyenne, les acides à petites doses, ont pour effet d'exalter la production pigmentaire, tandis que l'oxygène et les alcalis ont l'effet inverse.

La production du pigment sous l'action de la lumière faible, sous celle de certaines intoxications peu prononcées, a souvent pour effet immédiat d'arrêter l'action destructrice de ces agents, car la lumière est transformée par le pigment et les poisons fixés et rendus inoffensifs par lui (1).

J'aurai à tenir compte de ces conclusions et de la plupart des faits contenus dans ce chapitre pour l'étude biologique des granules pigmentaires.

---

(1) Ceci pourrait expliquer que des doses infinitésimales de certains poisons, comme l'arsenic, peuvent modifier la teinte du pigment. (Voir p. 33, note 1.)

CHAPITRE IV

ÉTUDE BIOLOGIQUE DES CHLOROLEUCITES

Les granules pigmentaires les mieux connus sont les corps chlorophylliens, ou *chloroleucites*, qui donnent la teinte verte aux végétaux.

Or, ces leucites présentent nettement les caractères de la vie : ils sont *capables d'accroissement et de division*, phénomènes qui sont la conséquence d'une *assimilation* et d'une *désassimilation abondantes;* ils sont particulièrement *sensibles à la lumière,* et présentent des *mouvements* d'orientation qui règlent l'intensité des radiations lumineuses agissantes, de façon que celles-ci favorisent la production du pigment et soient utilisées par lui.

Les chloroleucites sont en nombre variable dans le protoplasma des cellules végétales; des formes diverses ont été décrites avec soin (chloroleucites des conjuguées, etc.); on n'est pas fixé sur leur structure : réseaux, ou filaments, ou petits grains, d'une substance colorable en gris d'acier par la nigrosine, et imprégnée par les pigments.

Au pigment vert ou chlorophylle s'en ajoutent en général d'autres. C'est la *xanthophylle,* matière jaune, voisine de la carotine, séparable par l'alcool de la solution benzinée de chlorophylle, et présentant trois bandes d'absorption dans le bleu et le violet; ce sont la *phycophéine,* la *phycoxanthine,* la *phycoérythrine,* qui donnent leurs teintes aux algues marines; etc.

La plupart des végétaux (non compris les bactéries) présentent des chloroleucites; font exception les champignons et quelques phanérogames parasites.

On rencontre parfois des corps verts chez les animaux, mais leur présence a donné lieu à des discussions nombreuses.

1° La teinte verte de beaucoup d'animaux n'est pas due à la chlorophylle; exemples : la coloration verte des *Virbius* (Kru-

kenberg), celle des ailes des insectes (même auteur) (1), celle des bonellies, etc. (Krukenberg, Sorby, etc.). La teinte verte du foie de nombreux mollusques, vers, échinodermes, est due à une substance voisine de la chlorophylle, l'*entérochlorophylle* de Mac Munn (1).

2° Dans bien des cas les grains verts qui colorent le protoplasma de certains animaux (infusoires, spongille) semblent être tout simplement des *algues parasites,* ce qui expliquerait l'observation de Brandt, qui a vu dans ces corps verts un noyau et une membrane cellulaire.

On se trouve donc en présence de deux opinions différentes : certains auteurs, comme Ray-Lankester (1883), persistant à voir de *vrais chloroleucites* dans ces grains colorés; d'autres (Brandt, Geddes), au contraire, considérant ceux-ci comme des *algues vivant en symbiose,* à la manière des zoochlorelles et des zooxanthelles.

Ici nous rencontrons la *théorie parasitaire de la coloration pigmentaire.* Cette théorie s'appuie sur quelques faits dans le cas de la coloration chlorophyllienne des animaux.

1° Chez les *Frontania vernalis* (infusoires ciliés) les corps verts se divisent par 4, comme s'ils étaient des algues inférieures.

2° On constate parfois que la coloration verte des animaux paraît être due à un véritable *phénomène d'infection.* Chez les *Paramœcium bursaria* (infusoires ciliés) on peut assister à l'invasion de certains individus par la couleur; c'est ainsi également que se colorent les embryons de *Vortex viridis.*

3° On a essayé de faire des *cultures* et des *inoculations.* Ce sont là deux *méthodes précieuses pour l'étude des granules pigmentaires, si toutefois on sait trouver des milieux de culture appropriés.* Cienkowski en 1871 a reconnu que les corps jaunes des radiolaires peuvent vivre isolément. Famintzine, Beyrinck ont cultivé à part, l'un les corps verts des *Paramœcium bursaria,* l'autre ceux de l'hydre verte; mais on a échoué

---

(1) Pocklington croyait avoir trouvé de la chlorophylle dans le corps des insectes, mais Krukenberg a montré que cette chlorophylle provient du contenu de l'intestin que Pocklington n'avait pas éliminé; à ce propos, et au sujet de Mac Munn, Krukenberg s'élève vivement contre les procédés et méthodes de recherche de nombreux auteurs.

ensuite pour les *Convoluta,* planaires qui donnent une teinte verte au sable des plages de Bretagne et de Normandie. — D'autre part, Brandt, qui avait pratiqué des cultures, a essayé aussi les inoculations. Le Dantec a infecté des *Paramœcium putrinum* avec des *Paramœcium bursaria.*

Si l'on admet l'explication des algues parasites, quelle est alors la nature de ces algues ? Famintzine pense que ce sont des Protococcacées, Van Tieghem en fait des Palmellacées.

Famintzine va plus loin encore : *il étend la symbiose aux corps chlorophylliens de tous les végétaux ;* pour lui, les chloroleucites sont des algues symbiotiques. Mais, comme nous l'avons déjà dit, c'est là une théorie un peu hasardée, car les cultures à part n'ont pas réussi, et aucun fait ne vient l'assurer.

Il serait peut être plus conforme à la vérité de considérer la teinte chlorophyllienne des animaux et celle des végétaux comme dues à une infection parasitaire constante causée par de simples chloroleucites.

CHAPITRE V

ÉTUDE BIOLOGIQUE DES GRANULES PIGMENTAIRES DES ANIMAUX

Haut intérêt de cette étude et manière de la comprendre. — Les chapitres suivants (VI à VIII) seront consacrés à l'étude biologique des granules pigmentaires des animaux; cette étude est à peine commencée, pour la bonne raison que jusqu'ici, comme nous l'avons vu, on ne songeait pas à accorder la vie aux granules pigmentaires. Pourtant, si on les observe chez certains animaux, il est difficile de la leur refuser, lorsqu'on ne commet pas l'inconséquence de croire que la vie d'un plastidule doit avoir les manifestations complexes et variées de la vie d'un animal pluricellulaire supérieur.

La meilleure façon d'éprouver une hypothèse, c'est souvent de l'admettre comme vraie, d'en tirer toutes les conséquences possibles par des *méthodes inspirées par l'hypothèse elle-même*, et de vérifier ces conséquences. C'est ce que je ferai ici : j'étudierai les granules pigmentaires comme s'ils étaient vivants, j'insisterai sur les recherches qui ont été faites au moyen de *méthodes biologiques*, telles que les *inoculations* (greffes, injections), les *cultures*, etc.

Après avoir signalé, parmi les innombrables recherches effectuées au sujet de l'*apparition des pigments chez les animaux* (ch. VI), celles qui présentent le plus d'intérêt et le plus de certitude, je consacrerai les deux chapitres suivants (VII et VIII) à l'étude de phénomènes biologiques de la plus haute importance, à savoir : 1° *les migrations, infections et contagions pigmentaires ;* 2° *les modifications du pigment dans les organismes, — virages, atténuations et exaltations pigmentaires.*

CHAPITRE VI

APPARITION DES GRANULES PIGMENTAIRES DANS LES ORGANISMES ANIMAUX

Le pigment apparaît dans les organismes animaux à toutes les phases de leur développement, depuis le moment de la maturation de l'œuf au sein des tissus maternels jusqu'à celui de la sénescence finale.

I. **Apparition du pigment dans les cellules reproductrices.** — Les glandes génitales ont souvent une teinte vive qui tranche sur celle des organes voisins ; le vitellus des œufs est en général coloré : les matières de réserve sont associées à des pigments appartenant, la plupart, au groupe des lipochromes. Ceux-ci semblent, d'ailleurs, avoir la même origine que les réserves : la formation des uns et des autres suit la migration chromatique qui prépare ou accompagne la maturation de l'œuf. (Voir introduction, p. 15.)

Le mécanisme de la pigmentation de l'œuf a été particulièrement bien étudié par Bataillon (1), qui a montré la nécessité de l'émission chromatique pour la production des réserves et des pigments. Voici le résumé de ses recherches. En examinant les cellules reproductrices des glandes sexuelles des amphibiens, on voit, à un certain stade de leur développement, s'échapper du noyau des corps filamenteux, plus ou moins ondulés et bosselés, qui s'accroissent et qui donnent deux sortes de bourgeons : 1° des *bourgeons terminaux* qui, continuant à se colorer comme la nucléine et à garder ses principales manifestations, se transforment finalement en *granules pigmentaires ;* 2° des *bourgeons latéraux* qui, perdant la pro-

---

(1) Bataillon : *Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des amphibiens anoures*. Thèse, Paris, 1891.

priété de se colorer, et devenant le siège de phénomènes nutritifs spéciaux, se transforment en *corps vitellins;* le filament se transforme lui-même en une traînée de granules pigmentaires. Alors « l'œuf contient un énorme vitellus central à tablettes bien constituées et une zone périphérique pigmentée ».

Bataillon conclut naturellement que : *la chromatine de l'œuf participe directement à la formation du pigment et des tablettes vitellines;* il lui a semblé même que, dans certaines conditions, les tablettes vitellines se transforment, à un moment donné, en granules pigmentaires, ce qui n'est pas étonnant, vu l'origine commune de ces corpuscules.

La migration de la chromatine, ses transformations en tablettes vitellines et surtout en granules pigmentaires dans l'œuf rappellent des faits semblables que Bataillon a signalés dans les divers tissus au moment de la métamorphose.

II. **Apparition du pigment dans les tissus d'un animal en voie de métamorphose.** — Quand on suit le développement de la grenouille, on constate qu'à partir de la sortie des membres antérieurs une quantité considérable de pigment s'amoncelle à la face interne de la peau. Bataillon a montré que la formation du pigment est la conséquence d'*émissions chromatiques* dans les cellules des épithéliums en voie d'histolyse (épithélium caudal, épithéliums de la tête et de la région branchiale), et qu'il a décrites sous les termes d'*émissions des boyaux et des balles chromatiques.*

Dans les régions du corps qui subissent la métamorphose, le nombre des assises épithéliales augmente beaucoup : l'assise la plus profonde est formée de cellules allongées, dont les noyaux sont rejetés à la partie externe; de ces noyaux, qui cessent de présenter les phénomènes de division, s'échappent des sortes de *boyaux chromatiques* qui descendent jusqu'à la base des cellules et présentent à leur extrémité une altération particulière caractérisée par une teinte plus brune qui indique la formation de granules pigmentaires; plus tard, ces boyaux forment des anses latérales qui se chargent également de granules. Le *noyau* reste intact au milieu des traînées de pigment qui s'étendent quelquefois très loin; il est *le centre manifeste de la pigmentation*, et Bataillon affirme qu'il n'a *jamais* observé dans ce cas *de production pigmentaire sans*

participation de la chromatine. L'émission des *balles chromatiques* est un phénomène de même nature, mais plus simple.

On voit que l'opinion de Bataillon concorde avec les données chimiques (parenté des substances pigmentaires avec les dérivés de la chromatine); elle est contraire à celle de Loos, qui veut que les granules pigmentaires soient des différenciations protoplasmiques.

La production du pigment n'a pas lieu seulement dans les cellules épithéliales; les cellules de la *corde dorsale*, et quelquefois celles du *névraxe*, se comportent à peu près de la même façon. Le *tube digestif* et le *foie* sont sans doute le siège de phénomènes du même genre; on assiste, en effet, dans le foie, à la formation de petites sphères à réactions nucléaires qui s'accumulent abondamment dons les veines efférentes, mais ces granules ne sont pas colorés, ou bien parce que le pigment se dissout dans le sang, ou bien parce qu'il est décoloré dans un milieu aussi réducteur que le foie.

Toute cette production du pigment pendant la métamorphose est manifestement la conséquence d'une intoxication portant directement ses effets sur la chromatine du noyau, et se faisant surtout sentir dans des cellules organisées en membranes épithéliales, siège de la fonction excrétrice.

III. **Apparition du pigment dans les cellules nerveuses sénescentes.** — Chez l'adulte, ce sont les cellules épithéliales, les plus exposées aux intoxications d'origine interne, qui se colorent particulièrement; celles de l'épithélium cutané subissent, en outre, les influences chimiques et physiques du milieu extérieur.

Les cellules nerveuses, par contre, malgré leur origine épithéliale, ne possèdent qu'à un très faible degré la fonction chromogène.

Ces éléments ont perdu la propriété de se multiplier, et sont doués d'une longévité aussi considérable que celle de l'être dont ils font partie; ce sont les « *éléments perpétuels de l'organisme* », suivant l'heureuse expression de Giulo Bizzozero, sans lesquels la vie psychique, entièrement faite de souvenirs, serait impossible. Tout en étant très sensibles aux substances toxiques, il est évident que pour vivre si longtemps il faut qu'ils leur offrent une grande résistance. Ils sont soumis toutefois à la loi fatale de la sénescence.

A quoi est due cette résistance merveilleuse des cellules nerveuses aux substances toxiques, sans laquelle elles ne pourraient accomplir leur rôle? Elles la doivent à un appareil de défense, constitué vraisemblablement par ces *éléments chromatophiles* qui forment à la périphérie du protoplasma plusieurs assises concentriques de petits corps incolores. En effet, toute substance *chromatophile* étant en même temps *toxiphile,* ces éléments barreraient la route aux poisons menaçant le noyau. J'ai indiqué plus haut que les recherches récentes de Stassano sur l'affinité des toxines et des poisons minéraux pour la chromatine et ses dérivés (hématine) conduisent à attribuer aux granules pigmentaires un rôle de défense chimique (voir p. 48); qu'y aurait-il d'étonnant que les éléments chromatophiles des cellules nerveuses jouassent un rôle analogue, puisqu'en définitive il n'y aurait aucune différence essentielle entre les granules chromatophiles et les granules pigmentaires, si l'on admettait, ce qui est fort plausible, qu'ils ont la même origine : les éléments chromatophiles proviendraient d'émissions chromatiques se produisant chez l'homme au cinquième mois de la vie fœtale (1).

Lorsque la cellule nerveuse vieillit, le rôle des éléments chromatophiles faiblit : ceux-ci s'altèrent et diminuent de nombre, et la cellule, offrant par suite une moindre résistance aux poisons, se pigmente. Chez l'homme, dès l'âge de huit ou neuf ans, les cellules radiculaires qui vieillissent vite présentent des granulations jaunâtres; d'abord autour du noyau en petit nombre et discrètes, elles se multiplient ensuite et se répandent dans tout le protoplasma.

D'ailleurs, toute altération prolongée de la cellule nerveuse entraîne de même la pigmentation : des granulations jaunâtres se développent au cours des polymyélites chroniques, dans les foyers de nécrobiose dus à une anémie lente et progressive, etc., etc.

Le mécanisme est toujours le même : *le pigment* (2) *apparaît*

(1) Il est vrai que Marinesco (*Rev. Sc.*, 10 février 1900 et *Presse médicale*, 2 juin 1900) n'admet pas cette origine nucléaire, parfois si évidente sur les figures qu'il nous donne lui-même; mais ses travaux sont, comme on le sait, discutables.

(2) Il est étrange que Marinesco refuse aux granulations colorées le nom de *pigment*, sous prétexte : 1° qu'elles n'en ont pas les réac-

lorsque les éléments chromatophiles deviennent insuffisants, par suite de l'âge ou de l'attaque violente ou prolongée des poisons, soit que ces éléments se transforment en granules pigmentaires, comme le pense Marinesco, soit qu'il se produise de nouvelles émissions nucléaires.

En résumé, la cellule nerveuse *jeune* est admirablement organisée : *la chromatine du noyau y est entourée d'une sorte d'écran, d'origine nucléaire, fixant les poisons;* le noyau est ainsi à l'abri et ne présente pas les phénomènes consécutifs à son intoxication, à savoir : 1° les émissions chromatiques (production du pigment); 2° les processus caryokinétiques. Remarquons que si les poisons sont sans action sur le noyau, ils influencent par contre d'autant plus le protoplasma. Ainsi s'expliqueraient à la fois la longévité de ces cellules et leur extrême sensibilité aux agents extérieurs : la cellule nerveuse est impressionnée, mais non détruite; elle sent (cellule sensorielle) et elle se souvient (cellule centrale).

Mais tout *vieillit*, et tôt ou tard le merveilleux assemblage de plastidules qui constituent l'organisme complexe qu'est la cellule nerveuse se disloque, et alors *on retrouve la réaction de toute cellule en présence de l'attaque chimique : la production du pigment.*

Conséquences. — PARALLÈLE ENTRE LES CELLULES PIGMENTÉES ET LES CELLULES REPRODUCTRICES. — CAUSE DES MÉTAMORPHOSES. — Nous venons de voir que la chromatine est excessivement sensible aux variations chimiques du milieu qui l'environne. Sous l'influence de l'intoxication, le noyau peut présenter : 1° des phénomènes d'*émission chromatique*, d'où résulte souvent la *pigmentation*; 2° des phénomènes de *division* (*caryokinèse*).

Les intoxications chez les animaux sont *habituellement d'origine interne*, c'est-à-dire dues aux *produits d'excrétion*; ceux-ci sont rejetés, ou bien par la peau, ou bien par le tube digestif, ou encore par les parois de la cavité générale; à la surface des membranes épithéliales, les régions plus particu-

---

tions, — quelles sont donc ces réactions aussi déterminées? — 2° qu'elles renferment une autre substance que la matière colorante, — comme si les granules pigmentaires n'avaient pas justement cette composition.

lièrement excrétrices sont celles qui se pigmentent ou qui deviennent le siège d'une prolifération reproductrice. *Les cellules pigmentées et reproductrices seraient en définitive celles qui ont subi un remaniement plus ou moins considérable du noyau, sous l'influence d'intoxications internes et parfois externes.*

Cette *hypothèse* est assez suggestive, car elle nous permet de comprendre un certain nombre de phénomènes biologiques.

1° Les *cellules nerveuses*, qui ne se pigmentent pas, parce que leur noyau est protégé contre les intoxications sans doute par l'appareil chromatophile, ont perdu la faculté de se reproduire elles-mêmes, et à plus forte raison de reproduire l'organisme parent.

2° Les *cellules génitales,* au contraire, généralement très pigmentées grâce à l'absence d'un appareil protecteur contre les poisons, ont pour principale fonction la reproduction. Metchnikoff a montré de plus qu'elles absorbent en quantité considérable des poisons, et que différentes toxines (tétanos, etc.) s'accumulent au niveau des ovaires.

Les cellules reproductrices ne seraient que des cellules somatiques ayant subi une intoxication particulière.

Quand l'intoxication augmente, soit par suite de l'influence du milieu extérieur, soit par suite de l'usure ou de l'insuffisance des organes excréteurs, la production des éléments génitaux est plus précoce et plus abondante. Chez les *vers parasites* qui sont asphyxiés et intoxiqués au sein de leurs hôtes, les cellules embryonnaires, quelle que soit leur origine, se convertissent en cellules reproductrices.

Ainsi s'expliquerait la *progénèse* (reproduction par l'embryon) : elle serait la conséquence des intoxications externes ou internes de l'organisme, — de la vie parasitaire, — de l'insuffisance rénale ; les phénomènes de *pédogénèse* (reproduction par l'adulte qui conserve des caractères larvaires) qu'on peut considérer comme des cas de progénèse commençante se rencontrent précisément chez les vertébrés au rein insuffisant : poissons, amphibiens.

Ainsi s'expliqueraient également les *métamorphoses*, phases de la vie des animaux, où les intoxications externes et internes se manifestent toujours par la production du pigment, et souvent par l'évolution génitale. Il semble donc que la théorie émise récemment par Pérez, qui veut que la métamorphose

soit une « *crise génitale* », c'est-à-dire *de cause génitale*, est inexacte. Le Dantec seul l'a admise et l'a appliquée à la compréhension de la fleur; mais ici encore il ne semble pas que la métamorphose du rameau vert en un rameau coloré et odorant, établie par Gœthe, soit due au développement des cellules reproductrices, car, quand celles-ci ne se différencient pas, la transformation au contraire s'accentue : les fleurs les plus belles et les plus odorantes, comme les roses et autres fleurs doubles et pleines, ne sont-elles pas des fleurs stériles? La différenciation des rameaux en fleurs fertiles ou stériles serait due à un chimisme spécial (1) qui entraînerait d'une façon presque constante la production des pigments et des odeurs, et souvent la différenciation génitale : celle-ci serait donc l'*effet* et non la *cause* de la métamorphose.

Résumé. — Le pigment provient d'émissions chromatiques, qui ont lieu sous l'influence d'intoxications externes ou internes (2), et quelquefois sous l'action directe de la chaleur ou de la lumière; il apparaît par conséquent dans les éléments soumis à ces intoxications : éléments excréteurs et éléments génitaux en particulier.

---

(1) Il faut noter à ce propos que l'*érythrophylle* ou *anthocyanine*, pigment bleu, rouge ou violet, se développe surtout dans les fleurs et les fruits, sans doute par suite de la combinaison des sucres en excès avec les tannins du suc cellulaire. Voir Griffon : *L'assimilation chlorophyllienne* (Scientia. Série Biol. n° 10), p. 32.

(2) Parmi ces intoxications, il y aurait lieu d'étudier celles dues à l'ablation ou au défaut de fonctionnement de certains organes, comme les *capsules surrénales*, et qui entraînent, comme l'on sait, des pigmentations *(maladie bronzée d'Addison)*; cette question obscure encore pourrait donner lieu à un travail à part, et son étude n'apporterait ici rien d'intéressant pour le point de vue auquel je me suis placé.

C'est ainsi que le pigment est, en général, transporté d'un point à un autre de l'organisme.

II. Transport du pigment dans l'organisme. — Les granules pigmentaires pénètrent à l'intérieur des leucocytes ou bien sont englobés par eux; ils y pénètrent (comme le fait le microbe de la septicémie de la souris) et y continuent leurs mouvements ainsi que leurs diverses manifestations vitales (à l'exemple de la bactérie charbonneuse); d'autres fois ils subissent l'englobement, mais, actifs encore, ils le favorisent par leurs mouvements (ce qui est à rapprocher de l'observation de Lubarsch, qui a constaté que les bacilles *vivants* sont englobés par les leucocytes plus vite et en plus grand nombre que les bacilles morts). Une fois à l'intérieur des cellules mobiles, les granules pigmentaires effectuent des migrations importantes dans l'organisme, *migrations* que Carnot a *mises en parallèle avec celles des bactéries*.

Les observations de Pizon sur les ascidies sont curieuses. Chez le *Botryllus smaragdus*, le liquide sanguin renferme des globules incolores et des globules colorés, ou *chromocytes*, dans lesquels se meuvent avec rapidité des granulations pigmentaires de diverses teintes; beaucoup de granulations, d'ailleurs, se trouvent libres au sein du liquide sanguin, s'y déplaçant très rapidement, en y formant de longues traînées. C'est par l'accumulation des chromocytes que se forment, d'après Pizon, les taches pigmentaires colorées qui se voient dans le corps de beaucoup d'ascidies.

Cet auteur a décrit ces faits en 1899; or, quelques années auparavant, en 1896, des faits analogues avaient suggéré à H. M. Bernard sa *théorie sur le sens de la vue*.

D'après cet auteur, chez de nombreux animaux (vers, vertébrés...) les cellules migratrices collectionnent des granules pigmentaires provenant des divers tissus; ces cellules charrient le pigment et le portent en des points variés du corps, où celui-ci est diversement utilisé; elles ont tendance à se rendre vers les téguments, et, comme elles ont un phototactisme positif, elles s'accumulent dans les points où frappe la lumière; là, elles entrent en lutte contre les cellules fixes; le résultat de cette lutte est l'*œil*. Le fond de la rétine n'est qu'une vaste tache pigmentaire, où le pigment subit des migrations incessantes sous l'influence de la lumière.

III. **Facteurs qui influent sur les migrations pigmentaires.** — La théorie de Bernard est fort séduisante, mais s'appuie-t-elle sur des faits d'observation ou d'expérience précis ? A-t-on fait une étude des facteurs qui influent sur les migrations pigmentaires ?

Ces migrations sont tout d'abord sous la dépendance des *phénomènes mécaniques* dont l'organisme est le siège (circulation du sang). Elles sont aussi évidemment sous la dépendance des *facteurs biologiques* agissant sur les migrations leucocytaires : influences *chimiotactiques* et *phototactiques*, et il est à remarquer que la présence du pigment dans les leucocytes ne peut qu'exagérer leur sensibilité vis-à-vis de ces agents.

Une des méthodes les plus employées pour étudier les migrations pigmentaires est celle des *injections*. Un certain nombre d'auteurs l'ont pratiquée, mais ils ne paraissent pas avoir fait un choix très judicieux des granules à injecter ; ceux-ci, souvent *mal choisis*, périssent au sein des cellules migratrices, véritables phagocytes, et tout se passe comme si l'on avait injecté simplement une poudre colorante inerte.

Carnot a pratiqué les injections chez les *vertébrés ;* il a injecté à des lapins, à des cobayes, à des chiens, des pigments empruntés à des animaux très *différents :* ou un pigment *mort* (noir de seiche du commerce) ; ou un pigment d'origine *pathologique*, celui de la mélanose du vieux cheval blanc ; ou un pigment tout à fait *spécialisé* au point de vue biologique, celui de l'œil. Il a fait l'injection : 1° dans le tissu sous-cutané ; 2° dans le péritoine ; 3° dans les veines. Les résultats obtenus n'offrent qu'un intérêt médiocre.

Quelques auteurs ont injecté des pigments chez les invertébrés : les uns dans la *cavité du corps*, les autres dans le *tube digestif ;* mais il est à remarquer, ici encore, que les pigments étaient le plus souvent des pigments morts, ou simplement des matières colorantes chimiques.

Les *pigments introduits dans la cavité du corps*, chez les échinodermes comme chez les insectes (Durham), s'amassent dans les cellules migratrices, et peuvent gagner ensuite les téguments.

Les *pigments introduits dans le tube digestif* sont retrouvés, en général, dans les cellules hépatiques : polyzoaires marins (Harmer), crustacés (Cuénot), pour être éliminés ensuite avec les fèces. Dans ce cas, ils n'ont pas d'influence sur la colora-

CHAPITRE VIII

MODIFICATIONS DU PIGMENT DANS LES ORGANISMES, VIRAGES, ATTÉNUATIONS ET EXALTATIONS PIGMENTAIRES

Les granules pigmentaires, par suite de mouvements propres, ou bien charriés par les cellules migratrices, vont de cellule en cellule, de tissu en tissu, d'organisme en organisme; ici ils subissent l'action directe de l'oxygène, là celle des réducteurs; ici ils sont en milieu alcalin, là en milieu acide; dans le voisinage des muscles en activité, ils sont influencés par des bases organiques... ; souvent, comme chez les animaux aériens de petite taille, ils sont impressionnés par les rayons solaires modifiés par les corps environnants, etc., etc.

Comme les bactéries, les granules pigmentaires subissent l'influence de tous ces agents chimiques et physiques.

Influence des agents chimiques. — INFLUENCE DE L'OXYGÈNE ET DES RÉDUCTEURS. — Gautier a montré que beaucoup de cellules de l'économie constituent un milieu réducteur, ont un pouvoir désoxydant; et Ehrlich, en 1890, a fourni une élégante démonstration de ce fait en se servant précisément de la propriété qu'ont certaines substances colorantes de s'unir à l'hydrogène pour donner des corps incolores. Ce savant a injecté dans le sang d'animaux vivants le bleu d'alizarine ou celui de céruléine à l'état de sels de soude solubles, et a constaté que beaucoup de tissus (cartilage, foie, etc.), décolorent le bleu.

D'autres matières colorantes se comportent comme le bleu d'alizarine : en particulier l'indigo bleu donne l'indigo blanc en s'unissant à deux atomes d'hydrogène.

On conçoit alors que les pigments puissent subir dans l'or-

ganisme des ***réductions décolorantes***, ou tout au moins modificatrices de la teinte.

Ainsi, tandis que l'oxyhémoglobine est d'un rouge clair, l'hémoglobine est d'un rouge foncé; la bilirubine jaune se transforme en urobiline rouge-brun ou rouge jaunâtre à reflets verts, et l'urobiline se décolore elle-même en présence de l'hydrogène naissant; oxydée, au contraire, la bilirubine donne de la biliverdine verte, — de la biliprasine, verte également, — de la bilicyanine, bleue, etc.

On voit donc que les actions oxydantes et désoxydantes qui se passent dans les organismes déterminent des virages variés (1): beaucoup de matières colorantes deviennent incolores dans les milieux réducteurs, et inversement, des matières incolores, dites *chromogènes*, sont susceptibles de se transformer en matières colorées par suite d'actions oxydantes.

Parmi ces matières, le chromogène des capsules surrénales a particulièrement attiré l'attention ; il se colore en rouge sous l'influence des oxydants ou au contact de l'air. D'après Lépinois (2), le virage serait la conséquence d'une réaction complexe : formation de petites quantités d'eau oxygénée et décomposition ultérieure de celle-ci. L'urine renferme aussi un certain nombre de chromogènes qui ont été bien étudiés récemment par Gautrelet (3).

La notion de *matière chromogène* est une notion capitale dont doit être pénétré le biologiste qui étudie la pigmentation des animaux; on conçoit, en effet, que, dans bien des cas, la coloration ou la décoloration d'un tissu soit due à une action oxydante ou désoxydante s'exerçant sur des matières chimiques de l'organisme qui, incolores, sont des ***substances chromogènes***, des « ***pigments latents*** » (4).

Mais l'oxygène ou les matières réductrices n'agissent pas seulement sur la matière chimique chromogène ou pigmentaire, considérée indépendamment du granule pigmentaire;

(1) Voir également au chapitre IX les changements de teintes des floridines et des uranidines, pigments fréquents chez les éponges.

(2) *C. R. Soc. Biol.*, 29 avril 1899.

(3) Thèse Pharmacie, 1900.

(4) On pourrait peut-être expliquer ainsi que les plastidules chromatiques qui vivent d'habitude dans un milieu réducteur, le noyau, se colorent en passant dans le protoplasma oxydant.

ils doivent agir encore sur le granule pigmentaire lui-même, sur la fonction chromogénique, car il n'y a aucune raison pour que le granule chromogène se comporte autrement que la bactérie chromogène, qui, elle, comme l'a montré Wasserzug, est si sensible à l'action de l'oxygène. Malheureusement, sur ce point les recherches manquent (1).

Influence des acides. — L'influence des acides a beaucoup d'analogie avec celle de l'oxygène; comme ce gaz, ils doivent agir sur la fonction chromogène des granules, dont ils modifient aussi directement la matière colorante.

J'ai indiqué plus haut que le *chlorhydrate de rosaniline*, comme d'ailleurs aussi le pigment extrait par l'acool du *Micrococcus prodigiosus*, se décolore sous l'action des alcalis et se développe à nouveau sous celle des acides.

Récemment, Fauvel (2) a attribué la formation de la mélanine chez les arénicoles (vers des pêcheurs) à une modification chimique du lipochrome à l'intérieur des cellules épithéliales, sous l'influence de l'acidité provenant, soit du voisinage des régions acides du tube digestif (extrémités du corps), soit de l'accumulation des déchets organiques (pigmentation avec l'âge), soit enfin du milieu extérieur (pigmentation très variable avec l'habitat).

Influence des bases organiques. — Newbigin, en étudiant le pigment des crustacés décapodes, a reconnu que la couleur fondamentale de ces animaux est due à un lipochrome *rouge*, qui, combiné avec les alcalis et les alcalino-terreux, prend une teinte orange assez stable, résistant à l'alcool, mais qui, à l'état libre, est excessivement instable et donne la matière *jaune* qui colore les glandes digestives et s'élimine en partie par les fèces. Ce lipochrome rouge aurait la propriété de se combiner avec des bases organiques probablement dérivées des *muscles en activité* pour donner le pigment bleu du homard et de l'écrevisse; le *vert* serait dû au mélange du jaune et du bleu.

De mon côté, j'étais arrivé à des conclusions analogues, et j'avais remarqué que la teinte des crustacés décapodes est en

---

(1) Voir cependant au chapitre x les observations de Faussek sur les moules.

(2) *C. R. Ac. Sc.*, 26 décembre 1899.

rapport avec l'*activité de l'animal* (à laquelle correspond d'ailleurs l'activité respiratoire). Ainsi j'ai pu suivre chez les Paguridés la transformation progressive du lipochrome rouge en pigment bleu sous l'influence de l'activité musculaire. Tandis que chez les espèces de profondeur, extrêmement peu actives, la teinte rouge ou orange (formes calcifiées) domine, — chez les espèces littorales, très actives, le bleu, le vert, le violet envahissent le rouge, au point de le faire presque disparaître. Le *Pagurus striatus* est d'un beau rouge strié de jaune; le *Paguristes maculatus* est rouge également, mais présente des taches bleues sur les pattes antérieures, seules actives. Ce sont les mêmes pattes qui chez l'*Eupagurus bernhardus* sont nuancées d'un bleu verdâtre ; le bleu, le vert apparaissent dans le voisinage immédiat des muscles très actifs. Chez l'*Eupagurus anachoretus* et chez le *Clibanarius misanthropus*, si actifs, le fauve ou le vert olivâtre domine, et le rouge ne persiste qu'aux extrémités des doigts, des antennes et des antennules, qui ne sont pas sous l'action directe des produits de l'activité musculaire. — On peut citer d'autres exemples. Les *Carcinus mænas* (crabes ordinaires) présentent deux sortes de variétés : 1° des variétés vertes, comprenant des individus très actifs (mâles, ou des deux sexes dans les eaux superficielles et saumâtres); 2° des variétés rouges (femelles, ou des deux sexes dans les eaux profondes).

Influence des agents physiques. — La lumière a une influence très marquée sur la formation du pigment. Les poissons plats ont une seule face colorée, celle qui est exposée à la lumière, et d'après les expériences bien connues de Cunningham, c'est bien celle-ci qui est la cause de la pigmentation. Les animaux qui vivent à l'obscurité ne sont pas colorés, mais, si on les expose à la lumière, ils peuvent acquérir une certaine pigmentation. A. Viré (1), s'inspirant du travail de Packard sur la faune des cavernes d'Amérique, a étudié récemment chez quelques espèces cavernicoles la disparition et la régénération des pigments. Les *Gammarus puteanus*, qui possèdent à la lumière une coloration vert grisâtre plus ou moins intense, la perdent à l'obscurité; ces animaux ont été placés dans les

(1) A. Viré : *La faune souterraine de France*. Thèse, Paris, 1900.

catacombes; vers le onzième mois, quelques exemplaires ont présenté une dépigmentation partielle; les mois suivants, des taches blanches, irrégulières, diffuses, ont apparu sur un plus grand nombre d'individus, se sont multipliées et étendues sur un même animal, pour envahir peu à peu la plus grande partie du tégument. Au bout de vingt mois, la majeure partie de ces crustacés étaient décolorés. Chez les *Gammarus* des conduites d'eau de la Seine, la pigmentation du corps a disparu. Le *Niphargus puteanus*, espèce cavernicole, est généralement blanc. Si l'on transporte des *Niphargus* à la lumière, on voit apparaître, à la fin du premier mois ou au commencement du deuxième, sur tout le tégument, d'une façon très irrégulière, des taches d'un vert noirâtre intense; ces taches, diffluentes, finissent par se rejoindre en se développant; ce pigment nouveau est beaucoup plus stable que le pigment primitif des crustacés.

La lumière, si elle agit sur la fonction chromogène des granules pigmentaires, agit aussi directement sur le pigment : il semble que dans bien des cas la constitution moléculaire de celui-ci soit remaniée directement par des ondes lumineuses de diverses longueurs.

Tandis que certains auteurs attribuent la coloration des chenilles *uniquement* à des différences dans l'alimentation et pensent que la substance colorante est introduite par le tube digestif, Poulton (qui admet d'ailleurs des pigments d'origine alimentaire) a démontré expérimentalement que, dans certains cas, la coloration de ces larves se met en harmonie avec celle du milieu ambiant, bien plus par l'action directe des rayons colorés sur le pigment que par la nature de la substance ingérée par l'animal. Ce savant a constaté en particulier que la couleur de la chrysalide résulte de celle des objets qui environnent la chenille au moment de sa transformation; il en a placé dans des boîtes garnies de papiers de teintes variées : les chrysalides prenaient ces teintes. Ces expériences ont été confirmées depuis par Merrifield. C'est là, d'après Giard, une *véritable photographie des couleurs*, et on conçoit qu'il serait très intéressant de faire l'étude des substances photochimiques ainsi impressionnées.

Récemment Schröder, reprenant ces recherches, est arrivé à des conclusions analogues. Il a opéré sur la chenille de l'*Eupithecia oblongata*, connue par son extrême variabilité

de couleur dans la nature. Cette chenille se nourrit presque exclusivement de fleurs; sa couleur passe au rouge, au jaune, au vert, au gris, suivant celle des fleurs aux dépens desquelles elle se nourrit. Mais la nourriture n'est pour rien dans le phénomène; en effet, Schröder, ayant constitué plusieurs lots aux dépens d'une même ponte, et leur ayant fourni la même nourriture, les a soumis à des rayons lumineux reflétés par des morceaux de papier diversement colorés : il a obtenu les teintes correspondantes.

En résumé, les pigments se modifient sous l'influence des divers agents physiques et chimiques : 1° soit par suite du *virage* des pigments eux-mêmes; 2° soit par suite de l'*atténuation* ou de l'*exaltation* de la fonction chromogène des granules.

Ici encore, l'analogie entre les granules pigmentaires et les bactéries s'impose, et la fonction chromogène peut être mise en parallèle avec la fonction toxigène. Carnot a eu l'idée, sur le conseil de Gilbert (1), d'essayer de *renforcer la pigmentation* de la cellule épithéliale du cobaye *par des greffes en série*, comme on renforce la virulence de la bactérie pathogène au moyen de passages successifs à travers des organismes (2).

---

(1) Carnot, *Thèse*, p. 49.

(2) Il serait également intéressant d'essayer des *cultures* de granules pigmentaires, puisque cette méthode réussit si bien pour les bactéries; mais il faudrait pour cela chercher des milieux de culture vraiment en rapport avec les conditions habituelles de vie des granules pigmentaires.

CHAPITRE IX

ÉVOLUTION DU PIGMENT DANS DIVERS GROUPES DU RÈGNE ANIMAL

Nous sommes conduits à considérer les granules pigmentaires comme des organismes excessivement simples, des plastidules chromogènes, — indépendants ou affranchis du noyau, — qui envahissent les organismes et émigrent à leur intérieur, — dont les fonctions s'atténuent et s'exaltent tour à tour suivant le milieu dans lequel ils se trouvent, milieu constitué en général par des organismes cellulaires.

Les plastidules ont-ils évolué avec ces organismes eux-mêmes ? C'est ce que je vais rechercher en examinant successivement divers groupes du règne animal : celui des *êtres monoplastidaires* et des *gastréades* (protozoaires, spongiaires, cœlentérés), dans lesquels les éléments anatomiques sont en rapport *direct* avec le milieu extérieur; — celui des *néphridiés* (vers, mollusques, vertébrés), caractérisés par une cavité générale communiquant avec le dehors par des tubes excréteurs (néphridies) ; — celui des *animaux chitinogènes* (arthropodes, crustacés et insectes), définis précisément par leur fonction chitinogène.

I. **Êtres monoplastidaires et gastréades** (1). — Protozoaires. — Les protozoaires constituent de petites masses protoplasmiques nucléées disséminées dans le milieu extérieur, qui englobent, à la façon des *phagocytes*, une foule de corps et d'organismes étrangers : en particulier des bactéries, des diatomées et d'autres algues unicellulaires. On conçoit que dans ces conditions leur corps se charge de *pigments* variés d'*ori-*

(1) Ce mot est pris dans une acception très large.

gine alimentaire et difficiles à distinguer des *pigments intrinsèques*.

Les lipochromes sont fréquents chez les protozoaires et semblent être des pigments intrinsèques. On les rencontre chez de nombreuses espèces, seuls ou associés à des pigments introduits. Le premier cas est réalisé chez les rhizopodes marins, les globigérines, en particulier, qui, par leur accumulation, donnent parfois une teinte rouge écarlate à l'eau de la surface des océans (Agassiz) ; le second chez les *Euglena*, dont le noyau est entouré d'une auréole rouge, due à l'association de deux lipochromes sans doute d'origine nucléaire, et dont le protoplasma possède une teinte verte provenant de l'infection de cette espèce par des corps chlorophylliens. Chez certaines *Euglena*, on observe même une *alternance saisonnière* entre la teinte rouge et la teinte verte.

Ces *associations pigmentaires* sont bien connues : les radiolaires ont, outre des lipochromes, un pigment vert ou un pigment brun, dus, comme l'ont montré Geddes et Brandt, à des algues symbiotiques, vertes ou brunes, les *zoochlorelles* ou les *zooxanthelles*.

Il n'est donc pas étonnant qu'on retrouve chez les protozoaires les pigments des algues inférieures : c'est tantôt une teinte bleue provenant des *Oscillatoria*, tantôt de la chlorophylle, tantôt un pigment brun, voisin de la *diatomine*, provenant des diatomées qui sont, avec les bactéries, la nourriture habituelle des êtres unicellulaires.

D'autres teintes, comme le bleu du *Stentor cœruleus*, ou le violet des *Zoonomyxa*, seraient peut-être dues à des infections par des plastidules parasites ou même par des bactéries chromogènes ; c'est là une hypothèse qu'il faudrait vérifier.

Spongiaires. — Chez les éponges qui sont les métazoaires (an. pluricellulaires) les plus primitifs, toutes les cellules sont des *phagocytes* en rapport presque constant avec le milieu extérieur ; elles englobent les corps organisés qui passent à leur portée ; beaucoup de ceux-ci y continuent à vivre, en particulier les grains de chlorophylle des algues et sans doute aussi d'autres granules pigmentaires d'origine diverse. C'est peut-être là la cause des teintes si brillantes et variées des éponges (rouges, orangées, jaunes, vertes...), comme semble le prouver le cas des spongilles d'eau douce, colorées en vert par des zoochlorelles symbiotiques.

Toutes les éponges marines possèdent des *lipochromes* et très souvent d'autres pigments leur sont superposés; d'après Krukenberg, ce sont les *uranidines* (des Aplysinidæ) et les *floridines* (des *Reniera purpurea* et l'*Hircinia variabilis*), substances remarquables par les *variations de teinte* qu'elles subissent sous l'action des oxydants et des réducteurs: les *uranidines* jaunes, avec des reflets fluorescents verts, prennent une teinte foncée sous l'action des oxydants ; les *floridines*, d'un rouge pourpre, solubles dans l'eau et la glycérine, et non dans les dissolvants des lipochromes, se décolorent sous l'action des réducteurs. L'origine, encore inconnue, de ces divers pigments, serait à rechercher.

Cœlentérés. — Chez les cœlentérés, la fonction phagocytaire s'affaiblit, mais elle est encore présentée par les cellules endodermiques qui revêtent la cavité gastrulaire : c'est sans doute par cette voie que se fait l'infection pigmentaire des hydres vertes de nos mares.

Beaucoup de cœlentérés marins fixés possèdent une teinte verte, mais qui peut passer au bleu, au rose, au brun; d'après Hickson, ce vert remplacerait dans les récifs coralliens celui des algues absentes; il aurait d'ailleurs le rôle physiologique de la chlorophylle. On s'est posé souvent la question de savoir s'il est dû à des algues symbiotiques; les « cellules jaunes » décrites chez un certain nombre d'anémones de mer sont en général regardées comme telles. Krukenberg a étudié avec soin le pigment fluorescent de la variété verte de l'*Anthea cereus*; par ses caractères il rappellerait la chlorophylle, et se rapprocherait de matières qui colorent divers animaux (bonellies, chœtoptères, foie des mollusques, etc.); il entrerait dans des mélanges variés (Mac Munn), et grâce à sa situation dans des tissus différents, il subirait des changements physiques et chimiques importants.

Résumé. — Ainsi chez les animaux que nous venons de passer en revue, les *pigments introduits* par le mécanisme de la phagocytose jouent un rôle important; à côté des infections d'origine végétale, il y aurait lieu, sans doute, de reconnaître l'existence d'infections d'origine différente, infections qui expliqueraient des pigments à caractères chimiques spéciaux, rappelant quelque peu ceux des bactéries.

De plus, les pigments de ces animaux sont excessivement sensibles aux variations chimiques du milieu intérieur et du

milieu extérieur; il faudrait examiner l'influence des oxydases (spongiaires), des ferments digestifs, des acides sécrétés par l'animal, celle des produits d'excrétion, préciser les rapports de la calcification et de la pigmentation (corail, etc.), et surtout étudier l'influence de la composition chimique de l'eau de mer (habitat, nature des roches littorales et profondes, nature des algues, etc.). Ces animaux se prêtent en effet merveilleusement à ce genre de recherches, puisque leurs cellules vivent pour ainsi dire dans le *milieu extérieur*.

II. **Néphridiés.** — Chez les néphridiés, au contraire, la présence des organes d'excrétion (tubes néphridiens) est due à la constitution d'un véritable *milieu intérieur* (cavité générale, appareil vasculaire plus ou moins compliqué). La composition chimique de ce milieu est dans une certaine mesure indépendante de celle du milieu extérieur (1) et varie avec le degré de perfection de l'appareil excréteur par rapport à l'activité générale de l'organisme. Souvent cet appareil est insuffisant et l'organisme s'intoxique, ce qui entraîne, comme nous l'avons dit plus haut (ch. VI), non seulement des changements morphologiques (transformations et métamorphoses), mais encore des remaniements nucléaires, suivis d'émissions pigmentaires.

Aussi chez les néphridiés, voit-on prédominer les *pigments intrinsèques d'origine nucléaire*, comme l'*hémoglobine* et les *pigments uriques*. L'*hémoglobine* colore le sang de beaucoup de ces animaux et souvent aussi leurs muscles *actifs* : j'ai indiqué plus haut l'opinion de Macallum, qui fait dériver cette matière colorante de la chromatine; cela n'est-il pas évident chez les mammifères, où la production de ce pigment au sein des hématies (globules rouges) est liée à la chromatolyse (dissolution du noyau)? Les pigments de la *série urique* proviennent aussi de la destruction de la chromatine, et en cela se rapprochent de certains produits d'excrétion, auxquels ils

(1) Quinton a bien montré que le milieu intérieur des Invertébrés marins communique par osmose avec le milieu extérieur, en sorte que le milieu intérieur de ces Invertébrés est l'eau de mer elle-même (*C. R. Acad. Sc.*, 1900, CXXXI, p. 905, 952); mais cette démonstration ne concerne que les éléments purement minéraux.

s'associent. L'étude des vers et surtout celle des vertébrés (1) est intéressante à cet égard.

Vers. — Nos connaissances sur la pigmentation des vers sont encore fort imparfaites. Assez souvent les téguments sont faiblement colorés, tandis que les organes internes le sont davantage, ce qui indiquerait peut-être que les *pigments introduits* par la voie alimentaire doivent, ici encore, jouer un rôle dans la coloration de ces animaux.

On peut soupçonner cette origine pour la couleur verte si intense des bonellies, des chœtoptères, et de quelques autres annélides, qui rappelle celle des anémones de mer (voir plus haut) et qui a été l'objet des recherches de Sorby, de Krukenberg, de Ray-Lankester et d'autres, et a prêté à de nombreuses discussions. Elle semble due à divers pigments; Sorby a donné à l'un d'eux le nom de *bonelline*, reconnaissant qu'il ne s'agissait pas de la chlorophylle, et Krukenberg, qui partageait cette opinion, a décrit longuement les propriétés de cette substance : couleur verte ou grise suivant le degré de la concentration, fluorescence rouge, solubilité dans des liquides divers (alcool, éther.....), et même un peu dans l'eau, spectre très complexe se modifiant par l'addition des acides; ceux-ci peuvent transformer la bonelline en *bonellidine*, dont les solutions sont violettes et fluorescentes, et en *acido-bonellidine*, bleue, soluble dans les acides, sans phosphorescence.

Eisig, dans sa belle monographie des Capitellidæ, a fourni des faits intéressants sur les pigments en tant que *produits d'excrétion*. Les Capitellidæ sont caractérisés par l'absence d'appareil circulatoire : le liquide de la cavité générale qui tient lieu de sang est teinté en rouge par l'hémoglobine ; en outre, on trouve dans les téguments, entre la cuticule et l'hypoderme, des granules pigmentaires identiques à ceux contenus dans les néphridies (reins) et, de plus, associés fréquemment à de la guanine, produit d'excrétion parfaitement caractérisé.

A. Graf vient confirmer les vues de Eisig, quand il décrit le mécanisme de la pigmentation chez les sangsues; certaines cellules comparables aux « cellules jaunes » des vers de

(1) J'ai laissé de côté, dans ce court aperçu, les mollusques et les échinodermes, deux groupes dérivés des vers, nettement spécialisés, et qui n'ont qu'un intérêt secondaire pour la thèse que je soutiens.

terre, et provenant de l'endothélium de la cavité générale, reçoivent les produits d'excrétion qu'elles conduisent, soit vers les néphridies, soit vers l'extérieur; elles méritent le nom d'*excrétophores;* or, elles contiennent les granules pigmentaires, de teinte sombre, qui, par leur accumulation dans la peau de la sangsue et leur inégale répartition, lui donnent son aspect particulier.

VERTÉBRÉS. — Chez les vertébrés, les pigments introduits ne jouant sans doute plus aucun rôle, la pigmentation serait due uniquement à des pigments d'origine interne. La coloration du sang par l'*hémoglobine* est caractéristique de ces animaux; celle des téguments est due à des *lipochromes* et à des *mélanines*, souvent associés à la guanine. L'accumulation de ce dernier produit d'excrétion dans les téguments, surtout dans ceux des vertébrés inférieurs, où il se traduit par des effets d'optique curieux (1), indique que l'excrétion se fait mal; l'intoxication interne qui en résulte est sans doute la cause des métamorphoses de ces animaux et celle de la pigmentation : chez l'adulte, les cellules reproductrices présentent des migrations chromatiques qui entraînent comme l'on sait (voir plus haut ch. VI) la formation du vitellus des œufs, matière complexe souvent riche en *lipochromes;* au cours des métamorphoses se produisent les phénomènes chromatiques décrits par Bataillon (méconnus par la plupart des auteurs qui s'occupent de la pigmentation des vertébrés), qui expliquent la formation de la *mélanine* aux dépens de la chromatine, et non de l'hémoglobine du sang, comme on l'admet souvent. Les lipochromes et les mélanines des vertébrés seraient en définitive le résultat d'intoxications nucléaires.

Ce sont ces pigments qui, d'après Krukenberg, s'associent entre eux, pour donner, avec le concours de phénomènes physiques (2), leurs couleurs aux vertébrés; les lipochromes prédominent chez les poissons, les amphibiens et les reptiles, à l'exception des serpents; les mélanines dominent au contraire chez ces derniers et chez les mammifères; enfin, chez les

---

(1) Les bandes argentées des maquereaux sont dues à des effets d'optique; voir plus haut p. 29 et p. 39.

(2) La teinte verte des grenouilles est due à ce qu'un pigment d'une autre teinte est vu à travers un tissu de structure spéciale.

biologique pigmentaire que j'ai esquissée. Chez les êtres cellulaires, on rencontre deux sortes de granules colorés : des granules venus du dehors et introduits souvent par la voie digestive (*pigments introduits*), et des granules qui ont pris naissance dans l'organisme lui-même, à la suite d'une intoxication des noyaux cellulaires (*pigments intrinsèques*). Or, si l'on considère deux animaux, comme une éponge et une ascidie, fixés sous le même rocher et présentant tous deux une circulation d'eau intérieure, on conçoit facilement que les conditions de production, d'infection, de migration et de modification pigmentaires étant les mêmes pour eux, ils prennent des pigmentations analogues. Quant à la constance des pigments intrinsèques dans toute la série des êtres vivants, quel que soit le milieu, elle n'est pas faite pour nous étonner, car ces pigments apparaissent à la suite de l'action des substances toxiques, *toujours les mêmes*, CO^2, ammoniaque, produits uriques, etc., sur des groupements qui sont restés *bien identiques à eux-mêmes* dans la série animale, les groupements des plastidules de chromatine constituant les noyaux cellulaires.

Ces considérations, qui expliquent la constance du pigment, éclairent aussi les faits d'*harmonie pigmentaire*, qui feront l'objet du dernier chapitre de ce petit livre.

CHAPITRE X

HARMONIES PIGMENTAIRES

Si l'on considère tous les êtres vivants d'une région marine ou continentale déterminée, on est frappé, ou bien de la *lutte* incessante qu'ils soutiennent entre eux et contre les divers agents du milieu extérieur; ou bien au contraire de leur *union* dans le but manifeste d'utiliser l'énergie contenue dans ce milieu; il en ressort une impression d'*harmonie*. Si les *harmonies physiques et chimiques* du monde habité ne se révèlent souvent qu'à la suite d'une analyse minutieuse des phénomènes biologiques, celles des couleurs frappent aussi bien les artistes que les savants. Ainsi Bernardin de Saint-Pierre, dans ses *Études de la nature*, a décrit les harmonies des couleurs ; Gœthe nous en a laissé une théorie célèbre; Darwin, Wallace, Poulton et Giard ont montré le rôle important qu'elles jouent dans les relations des êtres entre eux et avec le milieu extérieur. Parmi les faits que nous devons à ces savants, les uns semblent plutôt admettre une explication *darwinienne* (fixation d'une variation due au hasard par la sélection naturelle), les autres une explication *lamarckienne* (1) (création d'une variation par suite de la réaction physico-chimique de l'organisme contre le milieu extérieur). Nous insisterons sur cette dernière.

Animaux des grandes profondeurs et animaux de haute mer. — Tandis que les animaux de haute mer (salpes, cténophores, etc.), sont transparents et bleuâtres comme l'eau, les animaux des grandes profondeurs sont brillamment colorés. Il y a déjà longtemps que Ross avait remarqué le rouge intense des *Astrophyton* (étoiles de mer) et de quelques autres

---

(1) On doit cette distinction à Le Dantec : mimétisme darwinien et mimétisme lamarckien.

animaux des fonds marins ; les explorateurs des grandes profondeurs ont révélé des merveilles insoupçonnées. On a décrit : — les buissons phosphorescents des alcyonnaires qui répandent une clarté merveilleuse dans les régions où la lumière solaire ne pénètre pas, — des crustacés et des poissons aux yeux incandescents, — des êtres variés aux teintes brillantes, allant du rouge au bleu (*Serolis*) et au gris violet (*Porcellanaster*). Dans tous ces animaux pullulent des plastidules phosphorescents et chromogènes, parasites ou échappés des noyaux des tissus par suite d'intoxications variées (produits d'excrétion des animaux vivants, produits de décomposition des animaux morts).

Ceux qui attribuent à la lumière solaire un rôle *nécessaire* dans la production du pigment ne peuvent comprendre ce qui se passe dans les grandes profondeurs ; ils essaient de voir là une *persistance* de pigments acquis autrefois sous son action, tout en se demandant avec étonnement pourquoi la tendance à la décoloration ne s'est pas fait sentir encore. Mais nous savons maintenant que les facteurs chimiques ont un rôle capital dans la production du pigment ; et bien que la connaissance de la composition chimique de l'eau des grands fonds laisse à désirer, on a l'intuition qu'elle diffère considérablement de celle des eaux superficielles de la haute mer.

Animaux marins fouisseurs et animaux terrestres cavernicoles. — L'influence de la lumière solaire ou de son absence semble cependant quelquefois primer celle des agents chimiques. Cela résulte des travaux de Packard et de Viré.

Mais dans ce genre de recherches, il faut éviter des conclusions trop hâtives, surtout quand celles-ci paraissent évidentes. Certains animaux sont décolorés comme les animaux cavernicoles : ce sont les crustacés fouisseurs des plages sableuses ; on est naturellement tenté d'expliquer cette décoloration par le fait que le corps de l'animal est en général à l'abri de la lumière ; mais il faut remarquer que chez tous les crustacés le pigment prend naissance au niveau des organes internes, qui sont situés derrière un écran opaque de chitine ; il faut donc chercher une autre explication, et on serait assez tenté de croire qu'ici encore les facteurs chimiques priment le facteur lumière. L'eau passe sur les branchies des animaux fouisseurs après filtration à travers le sable marin ;

or, comme l'a indiqué Vernon, elle subit de ce fait des modifications chimiques considérables : elle perd son ammoniaque libre, cause initiale de l'absorption de l'anhydride carbonique et de l'intoxication consécutive que j'ai signalées. Comme la production pigmentaire du foie est activée par celle-ci, on conçoit que chez les crustacés fouisseurs, non soumis à l'influence de l'ammoniaque, la pigmentation soit faible. D'autre part, est-ce que les crustacés qui vivent d'habitude sous les rochers, exposés à l'action de l'ammoniaque et à l'abri de la lumière, ne sont pas pigmentés ?

Animaux des îles et animaux des déserts. — Les animaux terrestres doivent être plus que les autres sensibles à l'action des radiations solaires; malgré cela, dans les pays chauds, on trouve suivant les régions des différences profondes entre les couleurs des animaux, différences qui ne paraissent pas dues à la lumière; la faune des îles présente des teintes foncées et celle du désert des teintes jaunâtres; ce ne sont pas là les couleurs brillantes qu'on pourrait s'attendre à rencontrer sous un climat chaud.

En effet, en Océanie, les formes insulaires sont moins brillantes que les formes continentales, et, dans l'archipel malais, en particulier, le *mélanisme* est moindre dans les grandes îles où l'influence de l'air humide se fait moins sentir. Ici encore les facteurs lumière et chaleur sont relégués à la seconde place par un facteur chimique, l'*humidité*. Celle-ci fait également sentir son influence sur la pigmentation dans nos contrées : dans les forêts humides, les *Argynnispaphia* (tabac d'Espagne) sont d'un noir verdâtre; les arions (grandes limaces) présentent deux variétés : l'une d'un brun foncé, l'autre noire, cette dernière plus fréquente dans les endroits et les années humides.

Faune et flore des zones de la mer. — On a décrit toute une série de zones, à partir du littoral, en descendant vers les profondeurs de la mer, caractérisées, un peu artificiellement il est vrai, par la nature des algues, et en particulier par leur couleur : en général les algues vertes et brunes abondent dans les zones superficielles, tandis que les algues rouges augmentent de nombre jusque vers une certaine profondeur, où les plantes disparaissent, Or, très souvent la teinte des animaux

de ces zones correspond à celle des algues; le fait est assez net en ce qui concerne les crustacés, et on a déjà cherché à plusieurs reprises à l'expliquer. Il est bien évident qu'il ne s'agit pas là d'une infection des crustacés par les chromoleucites des algues; on doit rejeter également l'hypothèse d'une substance chimique pigmentaire commune, subissant des modifications de teintes parallèles sous l'influence des mêmes agents, car la chlorophylle et les autres pigments des algues appartiennent à des groupes chimiques différents des lipochromes de ces animaux. L'explication reste, semble-t-il, toujours à trouver. (Voir cependant plus loin, p. 92-93.)

Cela ne paraît pas étonnant à celui qui entrevoit les rapports biologiques complexes qui existent entre les algues et les animaux. (Voir introduction, p. 20.)

Mimétisme et sélection naturelle. — On a décrit, sous le nom de mimétisme, beaucoup d'autres faits analogues dans le milieu marin, mais surtout dans le milieu aérien; ce sont principalement les rapports de forme et de couleur entre les insectes et les fleurs, ou les feuilles, qui ont le plus frappé l'attention des observateurs. On a écrit des ouvrages entiers sur cette question, et Darwin, Wallace, Poulton (1) en ont donné des théories bien connues de tous.

Ces théories, d'ailleurs battues en brèche par un certain nombre de biologistes, n'ont pas été fécondes, parce qu'elles n'expliquent pas le mécanisme même du mimétisme, et qu'elles n'envisagent quc son rôle utilitaire C'est en effet ce que l'on a fait jusqu'ici; *on a cherché l'explication du pigment exclusivement dans son utilité vis-à-vis de l'être qu'il colore, et on a fait jouer un grand rôle à la sélection naturelle et à la sélection sexuelle.*

De nombreux faits prouvent que l'on a eu tort, que l'on a exagéré du moins (2). *La sélection naturelle ne crée rien, mais elle fixe les variations utiles.* Mais *quand il s'agit d'apprécier l'utilité d'un pigment, on est fort embarrassé.* Pourquoi le palais

(1) Voir in *Linnean Society*, 1898, l'exposé par Poulton de la question en général et de ses idées en particulier.

(2) Les recherches récentes de Gautier sur l'arsenic montrent que chez les vertébrés supérieurs les couleurs différentes des deux sexes sont dues à un chimisme différent.

de l'orang-outang est-il noir, alors que celui du chimpanzé est rouge ? Pourquoi l'arête de l'*Esox belone* est-elle d'un beau vert (*vivianite*), alors que celle du maquereau est incolore ? Les couleurs dites *protectrices* le sont-elles réellement ? Avant de répondre à cette question, il faudrait être mieux renseigné que nous ne le sommes sur le sens de la vue chez les animaux.

Défense des organismes par la production du pigment. — Une hypothèse plus féconde est celle que l'on doit à Giard : il considère la *production du pigment comme un acte de défense* contre les variations chimiques et physiques auxquelles sont exposés les êtres vivants ; elle nous conduit à substituer l'*explication lamarckienne* à l'*explication darwinienne*.

J'ai déjà développé ce point de vue à propos des bactéries chromogènes et des chloroleucites (voir plus haut, p. 46 et p. 48) ; je vais reprendre ces considérations au sujet du granule pigmentaire.

Défense des êtres vivants contre l'acide carbonique. — La production du pigment chlorophyllien chez les plantes est un acte de défense : le végétal peut résister ainsi dans une certaine mesure à l'action de l'acide carbonique et à celle de la lumière, car le chloroleucite utilise celle-ci pour décomposer l'acide carbonique, ce qui permet à la plante de fixer le carbone.

Les animaux se placent souvent dans le voisinage des végétaux pour profiter de cette propriété, mais ceux des profondeurs et ceux des régions coralligènes privées d'algues n'ont pas cette ressource : ils ne tarderaient pas à être intoxiqués par l'acide carbonique qu'ils excrètent, et périraient, s'ils n'acquéraient la propriété d'utiliser eux-mêmes cet acide comme le font les plantes. Ici on doit rappeler l'hypothèse d'Hickson, qui a accordé au pigment vert des polypes le rôle physiologique du pigment vert des algues absentes, hypothèse rendue vraisemblable par Geddes, qui a reconnu que les *Anthea cereus* possèdent à la lumière solaire le pouvoir de dégager de l'oxygène libre. Il est vraisemblable que les polypes consomment une partie de l'acide carbonique qu'ils absorbent pour fabriquer le carbonate de chaux qu'ils sécrètent, car j'ai reconnu que les crabes des profondeurs ont acquis la propriété d'absorber le gaz carbonique pour en faire

du calcaire. Il semble que ces faits seraient susceptibles de répondre en partie à la question posée par Brandes : *Y a-t-il dans le règne animal du tissu assimilateur?*

DÉFENSE DES ÊTRES VIVANTS CONTRE LES POISONS. — La défense des êtres vivants contre l'acide carbonique n'est qu'un cas particulier de la défense contre les agents chimiques en général.

Une *variation chimique* de cause quelconque tend-elle à se produire dans le milieu extérieur et par suite dans le milieu intérieur, immédiatement sous l'action de cette intoxication un pigment se développe, qui, utilisant l'agent toxique lui-même ou le fixant, s'oppose à la variation chimique. Stassano, au cours de recherches intéressantes, a, en effet, montré la fixation d'un certain nombre de poisons par les dérivés de la chromatine; or, nous savons qu'une foule de pigments appartiennent à ce groupe de substances.

DÉFENSE DES ÊTRES VIVANTS CONTRE L'OXYGÈNE; UTILISATION DE CE GAZ. — Beaucoup de pigments possèdent la propriété de fixer l'oxygène (les lipochromes, l'hémoglobine, etc.); or, ce gaz, agent des combustions destructrices, est, du moins à certaines doses, un poison pour les êtres vivants; il est donc possible que la production du pigment puisse être dans divers cas un processus de défense contre l'oxygène.

Les recherches de Merejkowski sur la tétronérythrine (voir chap. I) viennent à l'appui de cette hypothèse. Il a reconnu : 1° que ce pigment se trouve de préférence à la surface du corps, dans les tissus de la peau qui sont en contact immédiat avec l'oxygène de l'eau; 2° que les organes destinés à la respiration en sont souvent richement pourvus (branchies des annélides sédentaires, branchies et tentacules des holothuries, branchies des lamellibranches et de certains crustacés, sacs branchial et péribranchial des ascidies, etc.). Il est vrai que l'auteur, qui cherche l'explication du pigment uniquement dans son utilité, interprète ces faits d'une autre façon : « partout où l'oxygène doit être fortement consommé par les tissus, nous voyons que ceux-ci renferment de la tétronérythrine », et remarque à ce propos que les lipochromes abondent dans les muscles actifs qui consomment beaucoup d'oxygène (pied musculeux des lamellibranches) et chez les animaux sédentaires vivant dans une eau non renouvelée, c'est-à-dire peu oxygénée. Mais ceci peut s'expliquer si l'on

considère, comme je l'ai démontré plus haut, que les pigments se produisent sous des influences toxiques variées : poisons musculaires, poisons des eaux non renouvelées, aussi bien que l'oxygène.

Les expériences récentes de Faussek sur la formation du pigment chez les moules sont du plus grand intérêt. Rejetant l'opinion de quelques auteurs, il attribue la pigmentation chez ces animaux, non au facteur lumière, mais à un facteur chimique qui ne serait autre que l'oxygène. Il a réussi à modifier considérablement la marche du courant respiratoire : l'eau arrivant par un orifice antérieur artificiel, le bord correspondant du manteau, primitivement incolore, se pigmente et développe des plis et des saillies analogues à ceux de la région opposée par laquelle l'eau entre habituellement. L'auteur montre que, chez divers lamellibranches, les régions qui sont le plus fortement pigmentées sont celles qui sont en contact avec le courant respiratoire. Le pigment de ces régions particulièrement exposées à l'oxygène (et aux autres poisons du milieu externe) se développe pour défendre les tissus en fixant ce gaz.

On pourrait peut-être étendre cette explication à la coloration du sang : les globules sanguins se coloreraient contrairement à d'autres cellules de l'organisme, parce qu'ils sont plus exposés que celles-ci (passage à travers les organes respiratoires) à l'influence directe de l'oxygène du milieu extérieur; ils fixent cet oxygène qui est consommé ensuite par les autres cellules.

Défense des êtres vivants contre la lumière. — La lumière tend à exercer aussi une action destructrice sur la matière vivante et en particulier sur les bactéries; or, on sait quel est son effet sur les cellules : elle les surcharge de pigment (halage, éphélides, pigmentation consécutive aux érythèmes solaires); ce pigment utilise, comme nous l'avons vu plus haut, les radiations lumineuses pour les transformer en actions chimiques favorables. Ici encore *l'être vivant se défend en utilisant l'agent destructeur.*

C'est précisément l'utilisation des diverses radiations solaires par les plastidules pigmentaires qui, selon moi, permettrait d'expliquer les faits d'adaptation chromatique, du moins ceux qui ne sont pas dus à des réflexes nerveux (chromatophores de la seiche, etc.).

Théorie nouvelle de l'adaptation chromatique. Lutte vitale entre les granules pigmentaires. — Supposons une cellule pigmentée éclairée par des rayons solaires ayant traversé un écran chimique : couche d'eau plus ou moins considérable, feuille d'une plante,.....; cet écran a laissé passer les radiations lumineuses de longueur d'onde λa, λb, λc...... et a arrêté les radiations $\lambda\alpha$, $\lambda\beta$, $\lambda\gamma$.....; au sein de la cellule se trouvent des granules pigmentaires :

$$g_1 \qquad g_2 \qquad \begin{cases} g'_3 \\ g''_3 \end{cases}$$

de trois espèces différentes, la troisième présentant deux variétés. Supposons que les granules soient chargés de pigments capables d'utiliser respectivement les radiations :

$$\lambda a\ (g_1),\quad \lambda\alpha\ (g_2),\quad \lambda b\ (g'_3),\quad \lambda\gamma\ (g''_3).$$

Il est évident que g_1 et g'_3 se défendront contre les radiations lumineuses λa et λb *en les utilisant* comme source d'énergie, tandis que g_2 et g''_3 n'ont point cet avantage, les radiations qu'ils peuvent utiliser $\lambda\alpha$ et $\lambda\gamma$ étant absentes. Ainsi, avec l'éclairement considéré, les granules g_1 et g'_3 l'emporteront sur les granules g_2 et g''_3 *dans la lutte vitale qu'ils soutiennent entre eux*, et ce sont eux qui auront toutes les chances de survivre et de se perpétuer, la variété pouvant devenir espèce.

Si l'on admet donc, comme je l'ai fait, que les granules pigmentaires sont des *plastidules vivants*, on s'explique facilement que, dans une région donnée, caractérisée par un éclairement déterminé, les granules qui subsisteront au bout de quelques générations plastidulaires seront ceux qui possèdent *une même teinte*, celle appropriée à l'éclairement.

Nous sommes ramenés à la *sélection naturelle*, mais celle-ci ne s'exercerait plus sur des pigments dus au hasard et entre les êtres colorés par le pigment, mais sur des pigments résultant de phénomènes chimiques déterminés et entre les plastidules chromogènes eux-mêmes, les intérêts des plastidules et des cellules qui les contiennent n'étant pas toujours concordants. Voici d'après cela comment les choses ont pu se passer.

A l'origine de la vie, l'air et l'eau ayant eu une composition chimique complexe et variable, et ayant constitué des écrans qui modifiaient de façons diverses la lumière solaire, *les plasti-*

dules ancestraux chromogènes devaient pouvoir s'adapter à ces divers éclairements; la différenciation chromogène n'était sans doute pas fixée (1). De nos jours encore, on constate que certaines bactéries ont le pouvoir merveilleux de sécréter, même simultanément, plusieurs pigments; ainsi Charrin et de Nittis (2) ont reconnu que le bacille pyocyanique peut prendre simultanément des pigments noir, bleu, vert, jaune, et ont exprimé l'étonnement qu'un organisme « monocellulaire » puisse engendrer quatre pigments à la fois. Les plastidules ancestraux devaient présenter ce pouvoir, mais à un degré plus prononcé, et certains granules chromogènes actuels semblent le posséder encore, et permettre ainsi l'adaptation d'organismes cellulaires à divers milieux. Chez ceux qui au contraire ont subi un milieu chimique depuis un temps fort long, les plastidules se sont spécialisés par le mécanisme indiqué plus haut, et ont pris une teinte constante : ce serait sans doute le cas des granules pigmentaires des diverses zones marines.

Ainsi donc, *la production des pigments, due en général à une intoxication chimique, est avantageuse pour les plastidules qui en sont le siège, et certaines teintes, pour un milieu donné, paraissent être plus avantageuses que d'autres dans la* LUTTE *que soutiennent entre eux ces plastidules.* Ceci est à rapprocher des faits signalés par Carnot, qui a constaté qu'en mettant en présence par la greffe des cellules noires et blanches, les cellules pigmentées l'emportaient dans la lutte. Au sein de chaque cellule, il est vraisemblable qu'il y a également une lutte entre les plastidules plus ou moins colorés et colorés diversement : les plastidules d'une teinte donnée savent mieux se défendre contre l'énergie du milieu extérieur et l'utiliser, et par suite l'emportent.

Cette théorie de l'adaptation chromatique semble avoir quelques analogies avec les théories lamarckiennes de Cunningham, d'Eimer et de Simroth, qui considèrent la pigmentation comme étant le résultat des « influences environnantes

---

(1) Les pigments ancestraux, plastidulaires, se rapprochaient sans doute des couleurs d'aniline par la facilité avec laquelle ils changeaient de teintes.

(2) *C. R. Soc. Biol.*, 2 juillet 1898.

accumulées », et surtout de l'éclairement; mais elle en diffère profondément : 1° en ce que j'attribue la formation du pigment beaucoup plus à des causes chimiques qu'à la lumière; 2° en ce que je ne fais intervenir celle-ci que dans la lutte que soutiennent entre eux, dans un même organisme, les granules pigmentaires de diverses teintes. La théorie de Simroth a eu un grand retentissement : ce savant fait dériver tous les pigments d'une substance initiale déjà présente dans le protoplasma primitif, ayant évolué avec celui-ci, et ayant pris successivement toutes les couleurs du spectre, dans leur ordre, du rouge au violet, à mesure que sa composition moléculaire devenait plus complexe. Cette *évolution pigmentaire* correspondrait à la modification progressive de l'écran constitué par l'atmosphère, dont la saturation par la vapeur d'eau a diminué progressivement. Pour appuyer cette théorie sur des faits, Simroth est obligé d'en admettre qui sont loin d'être évidents : c'est ainsi qu'il regarde la chlorophylle comme le résultat de la transformation d'un lipochrome. Nous avons conclu, d'ailleurs, contrairement à Simroth, non à l'*évolution*, mais à la *constance du pigment*. Celui-ci semble même avoir un rôle conservateur au sein des organismes, contribuant à maintenir leur composition chimique invariable.

Cette notion de *constance du pigment* est, d'ailleurs, conciliable avec la *vie du pigment* que nous avons admise. Il faut dire, en effet, que la théorie évolutionniste ne s'applique qu'aux formes animales; ces formes changent, mais les milieux constitutifs de ces organismes présentent une constance chimique remarquable, comme l'a montré Quinton dans ses suggestives communications sur la *constance du milieu marin originel, comme milieu vital, à travers la série animale* (1).

---

(1) Quinton : *Soc. de Biol.*, 1897-1899; *C. R. Acad. Sc.*, 1900; *Congrès*, 1900.



CONCLUSIONS

I. Les pigments seraient des substances chimiques produites par des granules, dits *pigmentaires* ou *chromogènes*. Par leur activité, ces granules se rapprocheraient des bactéries et surtout des plastidules nucléaires ; ils auraient, comme ceux-ci, les caractères de la *vie plastidulaire*, telle que je l'ai définie, et ils seraient constitués de même par la chromatine, substance qui possède à un degré très prononcé la fonction vitale essentielle, l'assimilation.

II. Il semble qu'on puisse faire rentrer les pigments, en tant que substances chimiques, dans trois groupes principaux : 1° les *couleurs d'aniline* si changeantes, vu leur fréquence chez les bactéries (amas de chromatine), ont peut-être été les premiers pigments, *pigments plastidulaires ;* 2° les pigments hydrocarbonés, *lipochromes*, résultent, du moins dans l'œuf, de l'activité des plastidules chromatiques qui s'échappent du noyau, et, comme les corps gras, ils entrent dans des combinaisons albuminoïdes ; à ce titre, ce sont des *pigments* vraiment *cellulaires ;* 3° il en est de même des pigments formés aux dépens de produits de destruction de la chromatine, comme l'*hémoglobine* et la *chlorophylle*.

III. Les plastidules chromatiques s'échapperaient du noyau pour devenir chromogènes dans le protoplasma, sous des influences chimiques variées (poisons extérieurs, poisons digestifs, poisons d'origine interne) ; ceci expliquerait que les phénomènes de pigmentation sont plus accusés en certaines régions de l'organisme (régions excrétrices) et pendant certaines phases de la vie de l'animal (métamorphoses).

IV. Les granules chromogènes, soumis à des influences variées, émigreraient dans les organismes, et d'organisme à organisme (*infections et contagions pigmentaires*) ; en même

temps ils pourraient présenter des *exaltations et des atténuations* de la fonction chromogène. Ces phénomènes seront bien mis en lumière quand on se servira, pour les étudier, des méthodes biologiques : inoculations, greffes, cultures...

V. Dans les cellules, les granules pigmentaires de diverses teintes entreraient en *lutte :* ceux qui seraient les mieux adaptés à l'éclairement survivraient et se propageraient; ce serait par une sorte de sélection plastidulaire que s'expliqueraient l'*adaptation* chromatique et, par suite, les harmonies des couleurs que présente la nature.

VI. La production du pigment serait un *mécanisme de défense*, c'est-à-dire de *conservation de la constance chimique* de la matière vivante; le pigment lui-même aurait conservé sa constance au cours de l'évolution des êtres cellulaires.

Paris. — L. Maretheux, imprimeur, 1, rue Cassette.

